Index.

Band 45 / Heft 4 April 1960

COMMONWEALTH INST. OF ENTOMOLOGY LIBRARY
- 3 MAY 1960
Eu.270.

ZEITSCHRIFT FÜR ANGEWANDTE ENTOMOLOGIE

ZUGLEICH ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR ANGEWANDTE ENTOMOLOGIE

BEGRÜNDET VON K. ESCHERICH

HERAUSGEGEBEN VON

W. ZWÖLFER

Dr. rer. nat., o. ö. Professor für angewandte Zoologie
an der Universität München

Mit 41 Abbildungen

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN
POSTVERLAGSORT HAMBURG

Inhalt

ORIGINALAUFSÄTZE

Wechselwirkungen zwischen pflanzensaugenden Insekten und den von ihnen bezogenen Pflanzengeweben. Von WERNER KLOFT, Teil I 337

Die Kohlensäure-Sauerstoff-Druckmethode zur Bekämpfung der großen Narzissenfliege (*Lampetia equestris* F.). Von W. E. DE MOL VAN OUD LOOSDRECHT 382

Die Bedeutung der Integumentbildungen der Insekten für die Wirksamkeit von γ-Hexachlorcyclohexan. Von WOLFGANG PRANTER und M. LÜDICKE .. 395

Laboratoriums-Untersuchungen zum Vermehrungspotential von *Hadronotus carinatus* Masner i. l. (Proct. Telen.). Von E. CAN 411

Über die Ablagerung von Amyloid im Samenblasenepithel der Bienenkönigin (*Apis mellifica* L.). Von W. FYG 415

Wundinfektionen bei Raupen von *Malacosoma neustria* (L.) durch Penicillium brevi-compactum Dierckx. Von E. MÜLLER-KÖGLER und A. HUGER .. 421

Über die Ergebnisse der im Schwarzwald 1958 und 1959 durchgeführten Freilandversuche zur Anlockung von Borkenkäfern mit Lockstoffen. Von KARL-GÜNTHER ADLUNG 430

VERSCHIEDENES

Autorenregister zu Band 45 437

Sachregister zu Band 45 442

Schriftleitung: Alle Einsendungen sind mit dem ausdrücklichen Vermerk „Für Zeitschrift für angewandte Entomologie" ausschließlich an Prof. Dr. W. Zwölfer, München 13, Amalienstr. 52, Gartengeb., zu richten.

Manuskripte: Die Zeitschrift veröffentlicht Originalabhandlungen, kleine Mitteilungen und Buchbesprechungen. Die Beiträge sind so kurz und präzise wie möglich zu halten. Tabellen und Abbildungen wird gebeten, auf das Notwendigste zu beschränken. Jeder Abhandlung ist am Schluß eine kurze Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse in deutscher und, wenn möglich, englischer Sprache anzufügen. Die Titel zitierter Zeitschriften sind nach den internationalen Regeln zu kürzen. Für Manuskripte, die einen Umfang von 50 Seiten übersteigen, bittet der Herausgeber, vor Absendung mit ihm Fühlung aufzunehmen.

Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu schreiben und Sperrungen möglichst zu vermeiden. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen, die bereits erfolgten Veröffentlichungen entnommen werden sollen, ist eine genaue Quellenangabe erforderlich.

Mit der Übergabe des Manuskriptes überträgt der Verfasser dem Verlag Paul Parey das Recht, die Herstellung von photomechanischen Vervielfältigungen in gewerblichen Unternehmen zum innerbetrieblichen Gebrauch nach Maßgabe des zwischen dem Börsenverein des Deutschen Buchhandels und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommens vom 14. 6. 1958 zu genehmigen.

Honorierung: Das Mitarbeiterhonorar beträgt DM 40,– je Druckbogen von 16 Seiten. Mehr als drei Druckbogen je Beitrag werden nicht honoriert. Der von Abbildungen und Tabellen eingenommene Raum sowie Doktor-Dissertationen sind honorarfrei.

Sonderdrucke: Die Verfasser von Originalarbeiten erhalten von ihrem Beitrag nach Druckbeendigung auf Wunsch unberechnet 30 Sonderdrucke, die Verfasser von Doktor-Arbeiten 50 Sonderdrucke. Mehrbedarf kann gegen Berechnung angefertigt werden, jedoch nur, wenn die Bestellung unmittelbar mit der Rücksendung der Fahnenkorrektur, spätestens der 1. Umbruchkorrektur, bei der Schriftleitung aufgegeben worden ist.

Alle Rechte, auch die der Übersetzung, des Nachdrucks und der photomechanischen Wiedergabe, sind vorbehalten. Gewerblichen Unternehmen wird jedoch die Anfertigung einer photomechanischen Vervielfältigung von Beiträgen oder Beitragsteilen für den innerbetrieblichen Gebrauch durch Photokopie, Mikrokopie und dergleichen nach Maßgabe des zwischen dem Börsenverein des Deutschen Buchhandels und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommens vom 14. 6. 1958 gegen Bezahlung der dort vorgesehenen Gebühr bis zu drei Exemplaren gestattet. Die Vervielfältigungen haben einen Vermerk über die Quelle und den Vervielfältiger zu tragen, und die in dem Rahmenabkommen vorgesehene Gebühr ist an die Inkassostelle für Photokopiergebühren beim Börsenverein des Deutschen Buchhandels e. V., Frankfurt/Main, Gr. Hirschgraben 17/19, zu entrichten. Erfolgt die Entrichtung der Gebühren durch Wertmarken der Inkassostelle, so ist für jedes Photokopierblatt eine Marke im Betrag von DM 0,30 zu verwenden.

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint in zwangloser Folge im Umfang von ungefähr 7 Druckbogen je Heft. Jährlich erscheinen etwa 6 bis 8 Hefte, von denen 4 jeweils einen Band bilden. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes und verlängert sich jeweils stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Die Hefte werden einzeln berechnet. Der Preis beträgt je Druckbogen etwa DM 4,–. Der Preis der Hefte außerhalb des Abonnements ist jeweils um 10 % teurer.

Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder beim Verlag Paul Parey, Hamburg 1, Spitalerstr. 12, bestellt werden.

© Paul Parey, Hamburg u. Berlin 1960 . Printed in Germany by Westholst. Verlagsdr. Boyens & Co., Heide/Holstein

Z. ang. Ent. Bd. 45 (1960) H. 4, S. 337–452

Abonnementspreis dieses Heftes DM 29,50 Einzelpreis DM 32,45

Aus dem Institut für Angewandte Zoologie der Universität Würzburg
Vorstand: Prof. Dr. K. Gößwald

Wechselwirkungen zwischen pflanzensaugenden Insekten und den von ihnen besogenen Pflanzengeweben[1]

Von Werner Kloft

TEIL I

Mit 16 Abbildungen

I. Einleitung

Die bisherigen Untersuchungen über die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzensaugern und ihren Wirtsgeweben befaßten sich – vorzüglich unter Anwendung morphologischer Methoden – mit dem Einstich des Saugrüssels in die Pflanze und dem Weg der Stichkanäle. Eines der wesentlichsten Ergebnisse war dabei die Entdeckung, daß eine Reihe von Pflanzensaugern die assimilatführenden Kanäle der pflanzlichen Leitungsbahnen, die Siebröhren, direkt anzapft (Büsgen, 1891, Rawitscher, 1933). Die komplizierte Mechanik der in die Pflanzengewebe eindringenden Stechborsten wurde durch die Untersuchungen von Weber (Zusammenfassungen 1930 und 1933) aufgeklärt. Umfassende histologische Untersuchungen der Stichstellen vor allem von Blattläusen hat Zweigelt (1931) durchgeführt, der auch versucht hat, die Bedeutung des injizierten Speichels für die Nahrungsaufnahme und die Entstehung von Blattlausgallen zu erklären.

Aus der Erkenntnis heraus, daß man bei allen Untersuchungen über pflanzensaugende Insekten zwei mehr oder weniger eng miteinander verknüpfte lebende Systeme, Pflanze und Insekt, berücksichtigen muß, konnte in den letzten Jahren die Steuerung des Massenwechsels einer Reihe von Pflanzenläusen aufgeklärt werden. Für verschiedene Siebröhrensauger ließ sich nachweisen, daß ihre Entwicklungsgeschwindigkeit und ihr Vermehrungspotential in hohem Maße von der Zusammensetzung des Siebröhrensaftes, speziell dessen Gehalt an löslichen Stickstoffverbindungen, abhängt (Lindemann, 1948; Kennedy & Booth, 1950; Bonnemaison, 1951; F. P. Müller, 1952). Der N-Gehalt ist im Zusammenhang mit dem Frühjahrsaustrieb sehr hoch, erreicht jedoch nach dem frühsommerlichen Wachstumsabschluß ein Minimum und steigt erst im Herbst bei der verstärkten Einlagerung von Reserveassimilaten in die überwinternden Organe wieder an. Während des sommerlichen Minimums verlassen viele Aphiden als Geflügelte

[1] Die vorliegende Arbeit wurde am 23. 5. 1956 bei der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Würzburg als Habilitationsschrift eingereicht und als solche angenommen. Aus drucktechnischen Gründen ist das Erscheinen erst jetzt möglich. Deutsche u. englische Zusammenfassung erscheint mit Literaturverzeichnis und einem Nachtrag der wichtigsten inzwischen erschienenen Arbeiten am Schluß des II. Teils.

ihren Frühjahrswirt. Die Ausbildung geflügelter Formen wird dabei nach Bonnemaison (1951) durch N-Mangel ausgelöst. Sie wandern auf andere Wirte, und zwar auf im Sommer erst richtig in der Wachstumsphase stehende Krautpflanzen über, um im Herbst zur Eiablage an den frühjahrlichen Wirt zurückzukehren. Auch die sog. Resistenz mancher Pflanzen, vor allem Kulturpflanzen, gegenüber Blattläusen ließ sich dadurch erklären, daß den „resistenten" Sorten gewisse für die Entwicklung der Aphiden erforderliche (essentielle) Aminosäuren entweder völlig fehlten oder aber in zu geringer Menge vorlagen (Auclair & Maltais, 1950; Maltais, 1951; Auclair, 1953).

Es zeigt sich also, daß die funktionelle Betrachtungsweise der Wechselbeziehungen zwischen pflanzensaugenden Insekten und ihren Wirtspflanzen bereits zu bedeutsamen Erfolgen geführt hat. Es fehlt jedoch noch weitgehend an elementaren Untersuchungen über die im Zusammenhang mit dem Einstich, der Speichelinjektion und der Saugtätigkeit im Pflanzengewebe sich abspielenden Vorgänge. Es darf nämlich nicht übersehen werden, daß eine Pflanze trotz ihrer äußerlichen Bewegungsarmut ein hochempfindlicher und überaus reaktionsbereiter Organismus ist. Der Reaktionsmechanismus der Pflanze auf Infektionen durch pilzliche und bakterielle Erreger ist in einer Reihe von Fällen schon bekannt, verschiedene stoffwechselphysiologische Störungen wurden experimentell untersucht (Zusammenfassungen bei Gäumann, 1951 und Allen, 1954). Es mußte daher damit gerechnet werden, daß auch durch den Einstich pflanzensaugender Insekten primäre Störungen des Stoffwechsels der Wirtspflanzen hervorgerufen werden, ohne daß äußerlich sichtbare Erscheinungen registriert werden können. Ziel der vorliegenden Arbeit war es daher, unter Anwendung vielseitiger und moderner pflanzenphysiologischer Arbeitsmethoden experimentell die Auswirkungen verschiedener Pflanzensauger auf den Wasserhaushalt, die Atmungs- und Assimilationsintensität, die Fermentaktivität und weitere physiologische Vorgänge in den besogenen Geweben zu prüfen. Die Erfassung vor allem der Primärreaktionen des Wirtsgewebes ist die Voraussetzung für die Bearbeitung der Frage, ob diese auf die mechanische Wirkung des Einstiches, auf die Speichelsekretion oder aber auf den Stoffentzug zurückzuführen sind. Während größere Wanzen und Zikaden mit ihren Mundwerkzeugen erhebliche mechanische Schädigungen verursachen können (Flemion, Ledbetter & Kelley, 1954), dürften diese bei den im Mittelpunkt unserer Untersuchungen stehenden Pflanzenläusen mit ihren feinen Stechborsten sehr gering sein[1]. Hier wurde zunächst einmal die Frage geprüft, inwieweit die Reaktionen der Pflanze auf den Speichel der Tiere zurückzuführen sind. Allerdings fehlt es hierzu noch völlig an pflanzenphysiologischen Experimentaluntersuchungen, die in Angriff zu nehmen waren. Hauptvoraussetzung hierfür war jedoch zunächst der Versuch einer wenigstens teilweisen Analyse des Speichels auf Inhaltsstoffe und auf seine Fermentausstattung, wobei im Gegensatz zu bisherigen Untersuchungen (Bramstedt, 1948; Duspiva, 1953, 1954, 1955) nicht mit Speicheldrüsenhomogenisaten sondern mit reinem Pflanzenlausspeichel gearbeitet werden sollte. Es war damit zu rechnen, daß man nach Erfassung reiner Speicheinhaltsstoffe deren Wirksamkeit auf die Pflanze in Modellversuchen prüfen kann. Von ganz besonderem Interesse erschien die Überprüfung des Speichels

[1] Die Frage der mechanischen Wirkungen des Pflanzenausstiches wurde in einer zellphysiologisch ausgerichteten Untersuchung meines Mitarbeiters J. Marek (Diss. 1959) untersucht.

auf das Vorhandensein freier Aminosäuren, da solche bei durch Viren hervorgerufenen Pflanzenkrankheiten eine besondere Rolle einnehmen (STEINBERG, 1949; COMMONER & NEHARI, 1953). Ein weiteres ungeklärtes Problem war auch die Frage, ob der Speichel kontinuierlich sezerniert wird oder nicht und wie er in der Pflanze verteilt wird. Die Verwendung von mit Radio-Isotopen markierten Läusen war hierfür erfolgversprechend, wenn man im Gegensatz zu bisherigen Untersuchungen (HAMILTON, 1935; CARTER, 1945; DAY & IRZYKIEWICZ, 1953; LAWSON, LUCAS & HALL, 1954) nur mit hochgradig radioaktiven Läusen in streng kontrollierten *Einzel*versuchen arbeitete.

Auf der anderen Seite sind auch die Voraussetzungen für die Nahrungsaufnahme durch die Pflanzenläuse und die Bedeutung des Speichels sowie der Pflanze selbst für die Mechanik dieses Vorgangs noch sehr wenig bearbeitet. Eine nähere Überprüfung der Frage, ob hier bei verschiedenartigen Pflanzensaugern gleichartige Voraussetzungen oder tiefgreifende Unterschiede auf Grund ihres verschiedenen Saugortes – Siebröhren bzw. Parenchym – bestehen, war ebenfalls erforderlich. Letzten Endes sollte aus allen Untersuchungen ein vertieftes Bild der Wechselwirkungen zwischen pflanzensaugenden Insekten und ihren Wirtspflanzen entstehen. Dabei waren die Zusammenhänge zwischen physiologischem Zustand der Pflanze und Massenvermehrung gerade bei parenchymsaugenden Läusen deswegen von besonderer Bedeutung, weil bei diesen im Gegensatz zu Siebröhrensaugern hierüber noch keine näheren Kenntnisse bestehen.

Es ist nicht möglich, in der Einleitung eine vollständige Literaturübersicht zu geben, aus Zweckmäßigkeitsgründen geschieht dies zumeist in den Spezialkapiteln.

Wie aus der Einleitung hervorgeht, erforderte die Arbeit die Kombination pflanzenphysiologischer und entomologischer Methoden. Es mußten zum Teil Apparaturen und Einrichtungen benutzt werden, die im Institut für Angewandte Zoologie zunächst fehlten. Herrn Professor Dr. K. GÖSSWALD bin ich für die großzügige Ermöglichung von Gastaufenthalten in auswärtigen Instituten sowie für die ständige Förderung der Arbeit durch Beratung und verständnisvolle Beschaffung von Apparaturen und Einrichtungen zu aufrichtigstem Dank verpflichtet. Im Verlaufe der Jahre 1954/1955 wurde ein Teil der vorliegenden Untersuchungen im Institut für Spezielle Botanik der Eidgenössischen Technischen Hochschule Zürich (Direktor: Prof. Dr. Dr. E. GÄUMANN), im Forstbotanischen Institut der Universität München (Direktor: Prof. Dr. B. HUBER) und im Max-Planck-Institut für Biophysik in Frankfurt/Main (Direktor: Prof. Dr. Dr. B. RAJEWSKI) durchgeführt. Den genannten Institutsdirektoren und ihren Mitarbeitern danke ich für gastfreundliche Aufnahme, Beratung und Überlassung ihrer wertvollen Spezialeinrichtungen.

Für ständige freundliche Beratung, apparative Hilfe und Literaturhilfe danke ich Herrn Prof. Dr. H. BURGEFF und seinen Mitarbeitern, darunter vor allem Herrn Prof. Dr. ZEIDLER, im Botanischen Institut Würzburg. Herrn Prof. Dr. G. FISCHER, Direktor des Chemischen Instituts Würzburg, danke ich für Hilfe und Beratung in der papierchromatographischen Technik.

Für die kritische Durchsicht meiner Entwürfe danke ich Herrn Professor Dr. H. F. LINSKENS, Botanisches Laboratorium der Universität Nijmegen (Niederlande).

Die Deutsche Forschungsgemeinschaft hat durch Gewährung von zwei Reisestipendien und zwei Sachbeihilfen die Arbeiten entscheidend gefördert.

Herrn Professor Dr. W. ZWÖLFER danke ich für sein freundliches Entgegenkommen, die Arbeit trotz ihres Umfanges in dieser Zeitschrift zum Abdruck zu bringen.

II. Material und allgemeine Methodik

Das zu den vorliegenden Untersuchungen verwendete Tier- und Pflanzenmaterial wurde, soweit nicht anders angegeben, in Würzburg und Umgebung beschafft.

Die im Rahmen unserer Zielsetzung angewandten allgemeinen Methoden werden nachstehend beschrieben. Spezielle Methoden, die zur Lösung von Einzelproblemen herangezogen wurden, sollen bei den betreffenden Abschnitten besprochen werden.

1. Die Dauerzucht von Myzus ascalonicus Donc. und ihre Verwendung als Versuchstier

Für einen Großteil der durchgeführten Untersuchungen wurde die Zwiebellaus, *Myzus ascalonicus* Donc., als Versuchstier herangezogen. Um ständig über genügend Versuchstiere verfügen zu können, mußte eine Dauermassenzucht eingerichtet werden. Derartige Massenzuchten von Blattläusen, die in Siebröhren saugen, sind wegen der großen Abhängigkeit vom physiologischen Zustand der Wirtspflanze nicht leicht durchzuführen. Die bisher beschriebenen Methoden zur Dauermassenzucht von Aphiden erfordern einen

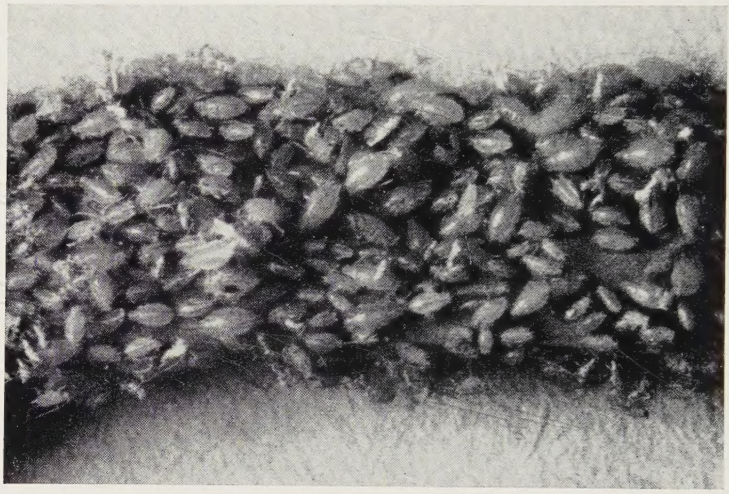


Abb. 1. Massenvermehrung der Zwiebellaus *Myzus ascalonicus* Donc. auf dem Trieb einer Küchenzwiebel

großen gärtnerischen Aufwand (Kennedy & Booth, 1950), auf den bei der Massenzucht von *M. ascalonicus* völlig verzichtet werden konnte. Als Futterpflanzen dienten Schnittlauch (*Allium schoenoprasum* L.), Küchenlauch (*A. porrum* L.) und zum Austreiben gebrachte Küchenzwiebeln (*A. cepa* L.), die ganzjährig leicht beschaffbar sind. Alle genannten Zuchtpflanzen, besonders *A. cepa*, verfügen über erhebliche Reservestoffe und erschöpfen sich auch bei Massenbefall (Abb. 1) nicht zu schnell. Jedoch kommt es auch hier zur Ausbildung geflügelter Virgines, die abschwärmen. Die Ausbildung Geflügelter ließ sich aber durch Dauerbeleuchtung der Zuchten mit einer Leuchtstofflampe von 20 W so stark hemmen, daß stets unter 1 % der imaginalen Tiere Flügel ausbildete, auch wenn die Pflanze sehr stark überbesetzt bzw. schon weitgehend erschöpft war. Nach Bonnemaison (1951) wird bei den von ihm untersuchten Aphiden durch Dauerlicht die Ausbildung geflügelter Stadien nicht unterdrückt. Es besteht die Möglichkeit, daß die intensive kontinuier-

liche Beleuchtung im Zuchtkasten (ca. 3500 Lux) auf dem Wege über die dadurch bewirkte ständige Assimilation die Pflanzen so kräftigt, daß ihre Erschöpfung stark verzögert wird. Nachdem von BONNEMAISON *M. ascalonicus* nicht untersucht wurde, kann aber auch damit gerechnet werden, daß die Dauerbeleuchtung selbst bei dieser Art die Ausbildung geflügelter Formen sehr stark hemmt. Sobald nämlich Zuchten bei normalem Tageslichtwechsel im gleichen Raum gehalten wurden, traten innerhalb weniger Tage in verstärktem Maße geflügelte Stadien auf. Von Bedeutung dürfte auch die gleichmäßige Zuchttemperatur von 20–22° C sein, da nach F. P. MÜLLER (1953) das Auftreten Geflügelter bei tieferen Temperaturen begünstigt ist. In unserem Laboratorium werden Massenzuchten seit Jahren als rein parthenogenetische Generationen durchgeführt[2]. Männchen sind gelegentlich aufgetreten, weibliche Sexuales wurden nicht beobachtet. Parasiten konnten nicht bemerkt werden, einziger Schädling in den Zuchten war ein gelegentlich eingeschleppter Kleinschmetterling (*Acrolepia assectella* Zell., *Glyphipterygidae, Ochsenheimeriinae*), dessen Raupen in Schnittlauchhalmen minieren und dadurch die Pflanze zum vorzeitigen Absterben bringen.

Voraussetzung für einen Großteil der mit *M. ascalonicus* durchgeführten Versuche – verwendet wurden immer Imagines (ungeflügelte Virgines) – war die einwandfreie Kontrolle des Anstechens und Saugens der Tiere. Vor allem mußten diese auch zum Anstich in ungewohnte Medien wie Chromatographiepapier, Filmemulsionsschichten und aufgeschnittene Zwiebelschuppen veranlaßt werden. In Anlehnung an Versuche von MOERICKE (1950) gelang es, das Versuchstier bei Grünlicht bevorzugt zum Einstich zu bringen (KLOFT und MAREK, 1955). Näheres hierzu wird von MAREK mitgeteilt werden.

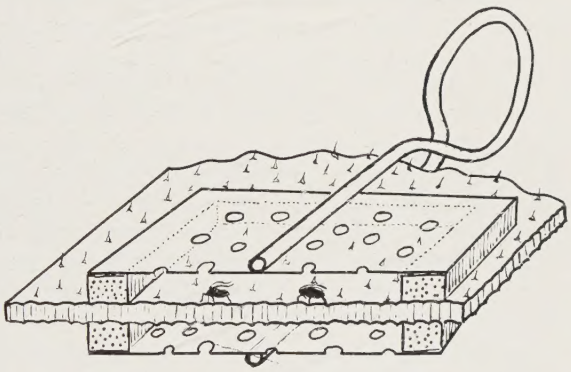


Abb. 2. Schnitt durch einen Blattlauskäfig, der auf ein Blatt geklemmt ist

Zur genauen zeitlichen Festlegung von Anstichen wurde das Verhalten der Tiere studiert (vgl. auch MAREK, 1959). Anstechen und Saugen lassen sich aus der Haltung des Tieres, vor allem aus der Lage der Antennen erkennen. Diese Beobachtungen sind an den 1–1,5 mm langen Tieren mit freiem Auge gut möglich, wenn man bei gutem Licht das Seitenprofil der Tiere betrachtet. Die Übertragung von Läusen ließ sich mit feinen, leicht befeuchteten Haarpinseln vornehmen.

Bei vergleichenden Untersuchungen zwischen besogenen und unbesogenen Pflanzenteilen wurde, soweit mit *M. ascalonicus* gearbeitet werden konnte, eine Blatthälftenmethode verwendet. Dabei ist es erforderlich, daß die Tiere nur auf einer begrenzten Fläche des Blattes einstechen. Sehr bewährt haben

[2] Herrn Prof. Dr. F. P. MÜLLER, Rostock, danke ich für die Überlassung einer kleinen Ausgangspopulation im Januar 1953.

sich kleine, selbstgebaute Blattlauskäfige[3] (Abb. 2), die mit Hilfe eines federnden Drahtes auf die Blätter geklemmt werden können. Auf Schaumgummistreifen ist Celluloid aufgeklebt, das zur Belüftung der flachen Kammern gelocht ist. Beim Aufklemmen wird das Blatt beidseitig zwischen den gegenüberliegenden Schaumgummistreifen gehalten. Der Druck ist so stark, daß ein Entweichen von Blattläusen aus dem Käfig verhindert wird, ohne jedoch eine Schädigung des Blattgewebes zu bewirken. In jedem Falle wurde auf die unbefallene Gegenseite des Blattes ein unbesetzter Blattlauskäfig angeklemmt, um wirklich vergleichbare Bedingungen zwischen beiden Blatthälften zu schaffen.

2. Papierchromatographische Untersuchungsmethoden

Zur Analyse von Aminosäuren im Speichel von Pflanzensaugern sowie in besogenen und unbefallenen Pflanzengeweben diente die papierchromatographische Methode. Im einzelnen wurde nach den von F. G. Fischer & H. Dörfel (1953) angegebenen Arbeitsvorschriften verfahren. Die zu analysierenden Gemische wurden strichförmig aufgetragen und mit gepufferten Verteilungsmedien auf vorgepuffertem Papier (Whatman I) eindimensional getrennt. Als Lösungsmittelgemische dienten für absteigende Trennungen Phenol vom p_H 1 und vom p_H 12, Lutidin vom p_H 6,2 und Benzylalkohol – n – Butanol (1 : 1) vom p_H 8,4. Zur scharfen Trennung von Histidin, Tyrosin und Prolin wurde noch mit dem aufsteigenden Verfahren unter Verwendung eines Gemisches von Eisessig – n – Butanol – Wasser (1 : 4 : 5) gearbeitet. Auf jedem Bogen liefen Vergleichslösungen mit genau bekannten Zusammensetzungen mit. Die Anfärbung erfolgte mit Ninhydrin, bzw. zur Trennung von Histidin und Tyrosin mit dem Diazoniumsalz der Sulfanilsäure. Beim Trocknen der Bögen, Durchziehen durch die Ninhydrin-Lösung, Entwickeln der Reaktion im Ventilator-Trockenschrank und Fixieren des Ninhydrins als Kupfersalz wurde genau nach den von F. G. Fischer und Mitarbeitern erarbeiteten Vorschriften verfahren. Die Methode der Speichelgewinnung zur chromatographischen Bearbeitung wird im Zusammenhang mit den Ergebnissen beschrieben.

Zur chromatographischen Analyse von Pflanzenmaterial wurde dieses in kleinen Mörsern mit einer Messerspitze Quarzsand nach einer von Linskens (1955) angegebenen Vorschrift zunächst trocken zerrieben, dann nach Zugabe von 70%igem Äthanol weiter zerkleinert und 1 Stunde lang bei 1° C in den Kühlschrank verbracht. Freie Aminosäuren treten in dieser Zeit in das Extraktionsmittel über. Nach Zentrifugieren und Nachwaschen mit 70% Äthanol wurde der Extrakt nach Enteiweißung mit 5%iger Trichloressigsäure im Ventilatortrockenschrank mit einem Luftstrom von 25° C eingeengt und dann quantitativ auf die Startlinien der Bögen aufgetragen. Das Einstellen der Extrakte in eine Temperatur von 1° C hemmt die Fermentaktivität völlig, es können somit die *freien* Aminosäuren, auf die es bei den vorliegenden Untersuchungen ankam, erfaßt werden.

Für die Zerkleinerung des Pflanzenmaterials stand später ein hochtouriges Mix-Gerät, der Ultra-Turrax (Fabrikat Janke & Kunkel K.G.) zur Verfügung. Dieses Gerät ermöglicht die Zerkleinerung direkt in kleinen Gläsern und erfordert nur 1,5–2 ml Flüssigkeit (in diesem Falle 70% Äthanol). Die Zerkleinerung erfolgte bei 20 000 U/Min. 30 Sekunden lang, der Mixkopf wurde mit 1,5 ml frischen Äthanols bei Rotieren von 10 Sek. Dauer nachgespült.

[3] Eine ähnliche Methode beschreibt Rüppold (1954).

3. Atmungs- und Assimilationsbestimmungen mit der manometrischen Technik nach Warburg

Für die Untersuchungen stand zunächst in Zürich ein Warburg-Gerät Modell „V", später in Würzburg ein Modell „VL" der Firma B. Braun, Melsungen, zur Verfügung.

Die Atmungsbestimmungen erfolgten nach der direkten Eingasmethode bei Absorption der entstehenden CO_2 durch 20%ige KOH im Einsatz. Die Absorptionsoberfläche wurde durch Einlegen eines Filterpapierstreifens von genormtem Volumen (Sihl Blotting Filterpapier, 282 g) vergrößert. Das pflanzliche Material atmete bei Dunkelheit in Citratpuffer nach SÖRENSEN vom pH 5,2. Retentionsmessungen für CO_2 waren bei diesem Aziditätsgrad nicht erforderlich. Die Messungen liefen jeweils über 2,5–3 Stunden; vom Endwert wurde der Sauerstoffverbrauch berechnet, um den Ablesungsfehler im Sinne der Fehlerberechnung von PIRSON, KROLLPFEIFER und SCHAEFER (1953) möglichst gering zu halten. Die Resultate wurden jeweils auf 100 mg Frischgewicht bezogen.

Die Assimilationsmessungen wurden nach der direkten Zweigasmethode unter Verwendung von CO_2-Puffer nach PARDEE im Einsatz durchgeführt. Der Puffer wurde nach HENSSEN (1954) hergestellt und angewendet. Bei Berechnung des Gasumsatzes wurde das Verhältnis $\frac{x\,CO_2}{x\,O_2}$ (γ) wie meist üblich als –1 angenommen, eigene Bestimmungen dieses Quotienten erfolgten nicht.

4. Untersuchung der Aktivität saurer Phosphatasen in von Pflanzenläusen besogenen Pflanzengeweben

Da es aus später im Zusammenhang mit den Ergebnissen geschilderten Gründen nicht gelang, saure Phosphatasen histochemisch zu lokalisieren, wurde deren Aktivität an homogenisiertem Pflanzenmaterial photometrisch überprüft. Gleiche Gewichtsteile von je 50 mg Blättern bzw. 500 mg sorgfältig von ihrer äußersten, mit Mikroorganismen, Flechten etc. behafteter Tannenrinde wurden mit einer bestimmten Menge Citratpuffer vom pH 5,2 homogenisiert. Die Zerkleinerung erfolgte wie bei den Aminosäuren-Bestimmungen mit dem Ultra-Turrax (Fabrikat Janke & Kunkel K.G.) bei 20 000 U/Min. 30 Sekunden lang. Dem Zerkleinerungsgerät noch anhaftende Teilchen wurden mit einer weiteren Menge frischen Puffers bei Rotieren von 10 Sek. Dauer abgespült. Der homogenisierte Gewebebrei wurde mit 0,25 ml einer 1%igen stets frisch angesetzten Lösung von Phenolphthaleinphosphat als Substrat versetzt.

Dieses Substrat hat sich nach LINSKENS (1955 a, b) für den Phosphatasennachweis auf Pherogrammen bewährt und wurde auch in der vorliegenden Untersuchung, wie an anderer Stelle ausgeführt wird, zum Phosphatasennachweis auf Chromatographiepapier verwendet. Die Methode nach LINSKENS erfuhr also in diesem Falle insoweit eine Abänderung, daß dem Gewebebrei direkt die Phenolphthaleinlösung zugesetzt wurde. Das Gemisch wurde nach LINSKENS 4 Stunden bei 20° C in der entsprechenden Kammer eines Brückenthermostaten inkubiert. Anschließend wurde 10 Min. zentrifugiert und von der überstehenden Flüssigkeit wurde 1 ml mit 1,5 ml Aqua dest. (zur Messung des Blindwertes), 1 ml dagegen mit 1,5 ml n/10 NaOH versetzt. Durch die Aktivität vorhandener, im sauren Milieu wirksamer Phosphatasen wird unter Spaltung der Esterbindung Phenolphthalein frei. Dieses wird nach Alkalisierung mit NaOH als bläulichrotes Phenolphthaleinnatrium sichtbar und kann photometriert werden. Es stand mir ein Pulfrich-Stufenphotometer zur Verfügung.

Zunächst wurde mit Grünfilter 6/S 43 der Blindwert durch Messung des nicht alkalisierten Anteils gegen Aqua dest. festgestellt, dann wurden Blindprobe und alkalisierte Probe gegeneinander photometriert. Wie Verdünnungsreihen zeigten, laufen die Extinktionskurven von Blindwert und alkalisierter Probe parallel, man kann daher die Differenz zwischen beiden Werten angeben. Trübe Proben (Trübung z. B. durch Harzemulgierungen) wurden verworfen.

5. Die cytochemische Bearbeitung von Tannenrinde bei Befall durch Tannenstammläuse der Gattung Dreyfusia CB. (Adelginae CB.)

Besonders intensiv wurden als Beispiele für im Parenchym saugende Aphiden die beiden an der Weißtanne (*Abies alba* Mill.) saugenden Chermesiden *Dreyfusia (Adelges) piceae* Ratz. *f. typica* und *D. (A.) nüsslini* CB. *f. schneideri* untersucht.

Ein sehr günstiger Umstand lag darin, daß von seiten des Commonwealth Institute of Biological Control, European Laboratory, seit einigen Jahren im nordost-schweizerischen Alpenvorland umfangreiche Untersuchungen über den Vertilgerkomplex der Tannenläuse angestellt werden. Die dortigen Kollegen haben mich bereitwillig durch Zusendung von Rindenproben befallener Bäume während des Jahres 1955 unterstützt. Bei verschiedenen Aufenthalten in Zürich haben sie mir 1954/55 den Besuch interessanter Befallsgebiete, vor allem auch hochalpiner Tannenlagen ermöglicht. Herrn Prof. Dr. Mesnil und seinen Mitarbeitern Dr. Delucchi, Dr. Pschorn-Walcher und Dr. H. Zwölfer in Délémont (Schweiz) bin ich für alle freundliche Hilfe zu Dank verpflichtet.

Die etwa 2 × 5 cm großen Rindenproben wurden bis auf das Kambium herausgeschnitten und nach anfänglicher Fixierung mit nachfolgender Paraffinschnittbearbeitung (Kloft, 1955 a, b) später vor allem nach folgendem Schnelluntersuchungsverfahren bearbeitet:

Die in Nylonbeutelchen feucht verpackten Proben wurden in lebendfrischem Zustand mit einem Holzschnittmikrotom auf 20 μ Dicke geschnitten. Da sich bei den Voruntersuchungen (Kloft, 1955 a, b) gezeigt hatte, daß dem Eiweißgehalt des Rindengewebes eine entscheidende Rolle zukommt, wurden alle Färbungen als cytochemische Spezialreaktionen auf Eiweiß mit Bromphenolblau, abgekürzt BPB, durchgeführt. Für die Routineuntersuchungen wurde mit alkoholischem Quecksilber-Bromphenol-Blau-Reagens (abgekürzt Hg-BPB) gearbeitet, das auf Grund seines Sublimat- und Alkoholgehaltes selbst eine fixierende Wirkung besitzt, so daß Fixierung und Färbung in einem Arbeitsgang erfolgte. Die Schnitte wurden wie folgt behandelt: 15 Min. Einlegen in Hg-BPB[4], 20 Min. Waschen in 0,5 % Essigsäure; nach der sauren Wäsche werden die Schnitte in Leitungswasser gelegt bis die Blaufärbung sichtbar wird. Die Schnitte wurden zur sofortigen mikroskopischen Kontrolle in Glycerin eingelegt, zur Herstellung von Dauerpräparaten mußten sie über Alkohol und Benzol geführt werden, eingedeckt wurde dann mit Kanadabalsam.

Die Reaktion (Blaufärbung) ist spezifisch für Proteine, auch freie Aminosäuren und Peptide binden den Farbstoff, alle anderen Zellbestandteile färben sich nicht oder nur so geringfügig an, daß diese Reaktion vernachlässigt werden kann (Mazia, Brewer & Alfert, 1953). Man kann die Färbung dahingehend modifizieren, daß man das Reagens ohne Quecksilbersalz-Zusatz anwendet. Es färben sich dann nur die basischen Proteine; denn es scheint so zu sein, daß freie NH_2-Gruppen zu direkter Salzbildung mit dem BPB befähigt sind. Dagegen kuppeln die -SH-Gruppen, aromatischen Gruppen und freien -COOH-Gruppen den Farbstoff nur über eine Hg-Brücke. Wegen dieser vielfältigen Bindungsmöglichkeiten erfaßt die Hg-BPB-Reaktion statistisch betrachtet die Proteine trotz aller Variabilität ihrer Zusammensetzung sehr gleichmäßig.

[4] Nach Mazia, Brewer and Alfert (1953). Das Reagens besteht aus 10 g $HgCl_2$ und 0,1 g BPB, gelöst in 100 ml 95 % Äthylalkohol.

III. Untersuchungen über den Speichel pflanzensaugender Insekten

Soweit pflanzensaugende Insekten unmittelbar im Zusammenhang mit ihrer Nahrungsaufnahme phytotoxische Effekte hervorrufen, werden diese vor allem auf den in das Wirtsgewebe abgegebenen Speichel zurückgeführt. Daher gewinnt die Analyse der mit diesem ausgeschiedenen Stoffe eine besondere Bedeutung.

1. Das Vorkommen freier Aminosäuren im Speichel

Bei gewissen Viruserkrankungen von Pflanzen ist bekannt geworden, daß sich in den Blättern als Folge der Infektion eine qualitative Verschiebung des Gehalts an *freien* Aminosäuren (abgekürzt AS) einstellt. Es gelang nach Einbringen der analysierten freien AS in Keimlingen und voll entwickelten Blättern ähnliche Symptome zu erzielen, wie sie durch das Tabak-Mosaik-Virus selbst hervorgerufen werden (Steinberg, 1949; Commoner & Nehari, 1953). Auch zahlreiche weiter durch Virosen hervorgerufene Krankheitserscheinungen gleichen den durch Pflanzenläuse (vermutlich auch ohne Virusbeteiligung!) hervorgerufenen Effekten. Es war daran zu denken, daß mit dem Speichel pflanzensaugender Insekten freie AS in die Pflanzen injiziert werden und diese für die phytopathologischen Effekte mit verantwortlich sind. Daher wurden Untersuchungen des Speichels auf einen etwaigen Gehalt an AS durchgeführt.

Tabelle 1

Freie Aminosäuren im Speichel der Wanzen *Pyrrhocoris apterus* L. und *Palomena prasina* L.

	Pyrrhocoris apterus L.	*Palomena prasina* L.
Asparaginsäure	++	+
Glutaminsäure	+++	+++
Serin	+ (+)	+
Glykokoll		(+)
Threonin	+	
Alanin	++	+++
Tyrosin	+	
Cystin	++	
Valin	+	
Methionin	+	
Lysin	++	++
Arginin	++	++
Prolin	+	
Histidin	+	

Den zur Untersuchung herangezogenen pflanzensaugenden Wanzen *Pyrrhocoris apterus* L. und *Palomena prasina* L. (jeweils frisch eingefangene Imagines) wurden in einer physiologischen Kochsalzlösung die Hauptspeicheldrüsen herauspräpariert und äußerlich gut abgespült. Die Hauptspeicheldrüse enthält ein sehr großes Lumen, das bei hungernden Tieren stets prall mit Sekreten angefüllt ist. Da sie äußerst dünnwandig ist, kann man durch leichtes Anritzen das völlig unveränderte Drüsensekret direkt auf die Startlinie der zur Chromatographie vorbereiteten Whatmann I-Filterpapiere auslaufen lassen. Auf eine Startlinie von 20 mm Breite wurde der Inhalt von 20 Hauptspeicheldrüsen (= von 10 Tieren) aufgetragen. Zur Eiweißkoagulation und Fermentinaktivierung wurde sofort strömender Dampf aufgeblasen. Anschließend wurde mit einem Föhn scharf getrocknet. Man kann sicher sein, daß eine Hydrolyse der im Speichel von Wanzen zumindesten in den Fermenten vorhandenen Eiweißkörper auf diese Weise verhindert wird.

Über die aufgefundenen, bei mehreren gleichartigen Analysen immer wieder im gleichen Mengenverhältnis vorhandenen freien AS gibt die obige Tabelle eine Übersicht. Der Speichel beider Wanzenarten wurde immer gleichzeitig auf einen Bogen nebeneinander aufgetragen, so daß sich das Ergebnis vergleichen läßt. Die gleiche Anzahl von Kreuzen bezeichnet größen-

ordnungsmäßig nach der Fleckenvergleichsmethode übereinstimmende Konzentrationen.

Die Feuerwanze hat 13 verschiedene freie AS im Speichelsekret. *P. prasina* nur 7, es können somit Unterschiede im AS-Gehalt des Speichels zwischen einzelnen Wanzenarten bestehen.

Bei der Präparation der Feuerwanzen wurden auch Tiere mit pathologisch veränderten Hauptspeicheldrüsen gefunden. Während die Drüsen normalerweise glasartig durchsichtig sind, waren sie hier leicht getrübt und hatten in ihrem Lumen braune Konkremente. In den anormalen Speicheldrüsensekreten fehlte die Asparaginsäure völlig, die Glutaminsäure war viel schwächer als in normalen Sekreten vertreten. Über Veränderungen des Gehalts an freien AS im Blut polyederkranker Raupen berichten Drilhon, Busnel & Vago, 1951.

Wesentlich schwieriger war die Analyse des Speichels bei der Zwiebellaus, bei der auf direkte Weise kein Speichel gewonnen werden konnte. Nach den Untersuchungen von Anders (1955) scheiden Blattrebläuse mehr oder weniger stoßweise an der Rüsselspitze kleine Tröpfchen aus, wenn man sie unter bestimmten Temperatur- und Feuchtigkeitsbedingungen in Rückenlage festklebt. Die in Blattgallen saugende Reblaus darf wohl als Mesophyll- bzw. Parenchymsauger gelten. Bei einer ganzen Reihe von Siebröhrensaugern, darunter der Zwiebellaus, gelang es uns nicht, auf die gleiche Weise Speichel zu erlangen. Auch das Verbringen der Läuse in Unterdruck führte nicht zum Erfolg. Dagegen konnten die Beobachtungen von Anders an einigen Wurzelrebläusen bestätigt werden. Die Tiere schieden bei 25° C und 95 % rel. Luftfeuchtigkeit Flüssigkeitströpfchen – eine Regurgitation von Darminhalt kann nicht ausgeschlossen werden – an der Rüsselspitze aus. Leider war mir die Beschaffung einer zur Speichelanalyse genügenden Zahl von Rebläusen nicht möglich. An anderen Parenchymsaugern wie *Dreyfusia*-Arten gelang es nicht, Speichel aus dem Rüssel aufgeklebter Tiere zu gewinnen[5]. Wahrscheinlich wird bei diesen recht festsitzenden Läusen der lange Rüssel trotz aller Vorsicht beim Abstreifen beschädigt. Da es zudem sehr schwer ist, Parenchymsauger wieder zum Anstich zu bringen, mußten alle Experimentaluntersuchungen mit Siebröhrensaugern – vornehmlich wurde *Myzus ascalonicus* verwendet – durchgeführt werden. Es ist zwar möglich bei solchen Läusen, die Speicheldrüsen zu präparieren, jedoch fehlen Reservoire, aus denen man Sekrete gewinnen könnte, völlig. Bei einer Homogenisierung der Drüsen würde man die Eiweißbausteine der Drüsenzellen selbst erhalten. Es mußte daher ein indirektes Verfahren zur Erlangung des Speichels gewählt werden: Bei Grünlicht wurden die Tiere dazu veranlaßt, in kleine, mit sterilem Aqua dest. befeuchtete Stückchen von Chromatographiepapier einzustechen. Jeder einzelne Anstich wurde unter der binokularen Lupe registriert, insbesondere mußte die Abgabe von Exkrementen verhindert werden. Diese enthalten nämlich, wie durch Honigtau-Analysen bekannt geworden ist (Maltais & Auclair, 1952), verschiedene freie AS. Glücklicherweise läßt *M. ascalonicus* wie manche anderen Aphiden die Exkrementtröpfchen vor ihrer Ausscheidung mehrfach aus dem Enddarm austreten, um sie sofort wieder zurückzuziehen. Tiere, die auf diese Weise ihre Bereitschaft zum Koten anzeigten, wurden sofort entfernt. Die Papierstückchen wurden, nachdem sie eine Reihe von Stichen erhalten hatten, sofort getrocknet. Mit 50%igem Aethanol ließen sich die Speichelstoffe aus dem Papier eluieren. Das Eluat von 200 Anstichen

[5] Neuerdings ist dies meinem Mitarbeiter H. Kunkel bei der im Rindenparenchym der Rotbuche saugenden Coccide *Cryptococcus fagi* Bär. ebenso wie Parr (1940) an *Asterolecanium* gelungen.

wurde sodann eingeengt und auf den Startpunkt eines Papiers aufgetragen. Wegen der Schwierigkeit der Speichelgewinnung – vgl. MAREK (Diss. 1959) – wurden die AS nach dem für eine Gesamtanalyse weniger Substanz benötigenden zweidimensionalen Verfahren aufgetrennt (Phenol-Collidin). Zwei Analysen ergaben folgendes übereinstimmendes Ergebnis (die Kreuze geben das Mengenverhältnis der AS zueinander an):

Glutaminsäure	+++
Glykokoll	++
Alanin	++
Asparaginsäure	+

Vermutlich sind noch weitere AS im Speichel der Zwiebellaus enthalten, lassen sich aber infolge ihrer geringen Mengen nicht eindeutig identifizieren.

Nach den Untersuchungen von AUCLAIR & DUBREUIL (1953) sind im Blut der verschiedenen Insekten freie AS ungewöhnlich stark vertreten. Deren Konzentration ist etwa 20–100 × höher als im menschlichen Blut. Es ist daher nicht verwunderlich, wenn AS in das Speichelsekret übertreten. Jedoch scheint dies nicht immer der Fall zu sein, denn im Larvenspeichel der Diptere *Phormia regina* Meig. ließ sich als einzige freie AS nur das Lysin nachweisen (MOOREFIELD & FRAENKEL, 1954).

Freie AS haben, wie zuerst durch die Untersuchungen von FITTING (1930 bis 1937) bekannt geworden ist, noch in sehr großen Verdünnungen erhebliche Wirkungen auf Pflanzenzellen. Eine sog. „plasmadinetische" Wirksamkeit haben solche AS, die natürlicherweise in den Pflanzengeweben vorkommen, es scheint dabei auf eine Störung des Konzentrationsgleichgewichtes der vorhandenen AS anzukommen. Daher wurde der Einfluß der im Zwiebellausspeichel nachgewiesenen freien AS auf den Stoffwechsel von Pflanzengewebe im Rahmen dieser Arbeit (siehe weiter hinten) näher untersucht.

2. Die freien Aminosäuren im Pflanzengewebe nach Saugtätigkeit von Aphiden

In Anlehnung an die zitierten Arbeiten über qualitative und quantitative Verschiebungen des AS-Gehaltes in viruskranken Pflanzen wurde versucht, ähnliches auch als Folge der Saugtätigkeit von Aphiden in besogenen Pflanzengeweben nachzuweisen. Blatthälftenversuche, bei denen auf einer Seite unter den Käfig (vgl. Abb. 2) bis zu 100 Aphiden verbracht wurden, während die andere, auch mit einem Käfig versehene Blattseite befallsfrei blieb, wurden zur Klärung dieser Frage herangezogen. Die Läuse verblieben 16, 24 und 48 Stunden unter den Käfigen und setzten in dieser Zeit zahlreiche Junglarven ab. Vor der vergleichenden Analyse der besogenen und unbefallenen Blattstückchen wurden diese äußerlich gründlich abgewaschen, um durch Honigtau-Ausscheidung aufgebrachte AS sicher zu entfernen. Die Versuche wurden durchgeführt mit *M. ascalonicus* auf *Viola odorata* L., mit *Hyalopterus pruni* Koch auf *Prunus domestica* L. und *Aphis fabae* Scop. auf Buschbohne. Es war jedoch, unabhängig von der Anzahl der aufgesetzten Läuse und deren Saugzeit, weder qualitativ noch quantitativ ein Unterschied im AS-Gehalt zwischen besogenen und unbesogenen Blatthälften feststellbar. Nachdem die 4 im Speichel von *M. ascalonicus* nachgewiesenen AS ohnehin im Veilchenblatt vorkommen, scheinen die injizierten Mengen zu gering zu sein, um analytisch faßbare Verschiebungen des AS-Gehaltes zu verursachen. Weitere Untersuchungen zu dieser Frage sind jedoch noch erforderlich, da mit einem AS-Austausch zwischen beiden Blatthälften gerechnet werden muß.

Die Analyse verschiedener Pflanzenteile mit einem natürlich vorgefundenen stärkeren Befall zeigte dagegen, daß Aphiden sich dort stärker vermehren, wo von seiten der Pflanze ein qualitativ und quantitativ höherer AS-Spiegel vorhanden ist. So hatten z. B. gleichartig gelagerte Kartoffeln einer Ernte zum Teil an den im Keller austreibenden Spitzen starken Befall durch die Kellerlaus *Rhopalosiphoninus latysiphon* (Davids), zum Teil fehlte diese bei dicht benachbarten Kartoffeln völlig. Die Analyse ergab in befallenen Triebspitzen 14 freie AS, in unbefallenen 11 (es fehlten hier Threonin, Lysin und Histidin); 10 der gemeinsam vorhandenen AS waren in den befallenen Trieben in wesentlich höherer Konzentration vorhanden.

Zu ähnlichen Ergebnissen führte die Untersuchung eines riesigen Exemplars der Distel *Cirsium palustre* (L.) Scop. Die Pflanze war noch am 4. 8. 1955 an ihren etwa 20 Trieben, die Blütenknospen trugen, gleichmäßig stark mit *Brachycaudus cardui* L. verlaust. Am 18. 8. 1955 war die Pflanze bereits im Verblühen, sämtliche Triebe waren unverlaust, eine Ausnahme bildete nur ein Trieb, der etwa 30 cm unterhalb der Blüten abgeknickt war. Die vergleichende Analyse mit ungeknickten und unverlausten Nachbartrieben des gleichen Stengels führte zu folgendem Ergebnis: Im verlausten Trieb fanden sich 15 freie AS gegenüber jeweils 14 (hier fehlte Cystin) in mehreren unverlausten Vergleichstrieben; 10 der gemeinsam vorhandenen AS lagen jedoch im verlausten Trieb in wesentlich höherer Konzentration vor. Nachdem der geknickte Trieb voll turgeszent war, muß die Wasserleitung unberührt geblieben sein. Die den absteigenden Saftstrom leitenden Siebröhren waren dagegen geknickt und es kam zu einer allmählichen Stauung der Assimilate und damit auch der AS, was den Läusen eine Weiterbesiedelung des beschädigten Triebes ermöglichte.

Die hier angegebenen Befunde bestätigen erneut die in der Einleitung erwähnte, von einer Reihe von Autoren erkannte enge Beziehung zwischen Aminosäurengehalt der Pflanzengewebe und ihrer Besiedelung durch Aphiden.

3. Das Vorkommen einiger Fermente im Speichel

Bei pflanzensaugenden Wanzen ist die Untersuchung des Fermentgehaltes des Speichels bereits weit vorangetrieben worden. Sie war von Wichtigkeit, weil von Wanzen besogene Getreidekörner eine erhebliche Einbuße der Backfähigkeit des aus ihnen hergestellten Mehles erleiden. Es zeigte sich, daß die an Getreide saugenden Arten eine Amylase und vor allem auch Proteinasen mit ihrem Speicheldrüsensekret abgeben. Durch die Wirksamkeit der Proteinasen wird der für die Backfähigkeit des Mehles wichtige Eiweiß- (= Kleber-)Anteil stark gestört (Nuorteva, 1953–1955). Bei einigen weiteren Wanzenarten konnte Invertase- und Lipase-Wirksamkeit des Speichels gefunden werden. Für das p_H des Wanzenspeichels werden Werte zwischen 5, 6 und 6, 8 angegeben (Baptist, 1942). Für die im Rahmen der vorliegenden Arbeit mit untersuchte Feuerwanze ist lediglich Invertase-Aktivität des Speichels nachgewiesen. Sehr gut untersucht sind weiterhin einige Zwergzikaden *(Jassidae)*, in deren Speichel Amylase und Invertase gefunden wurde (Saxena, 1954). Während bei Wanzen und Zwergzikaden das Sekret der Speicheldrüse einer direkten präparativen Gewinnung zugänglich ist, ergeben sich bei den Pflanzenläusen große Schwierigkeiten. Es sind daher bei diesen bisher immer Speicheldrüsenhomogenisate zur Untersuchung herangezogen worden, bei denen niemals die Wirkung endozellulärer Enzyme ganz ausgeschaltet werden kann. Duspiva (1953, 1954, 1955) hat eine Reihe von sehr exakten Untersuchungen über die Wirksamkeit von Carbohydrasen in verschiedenen Abschnitten des Verdauungssystems von Aphiden durchgeführt. Dabei fand er in den Speicheldrüsen lediglich Trehalose und Maltose spaltende Carbohydrasen vor, es konnte im Gegensatz zu Bramstedt (1948) keine Art mit der Fähigkeit zur Stärkehydrolyse gefunden werden.

Ziel der vorliegenden Untersuchung war es, vor allem den reinen Speichel der immer wieder für experimentelle Zwecke herangezogenen Zwie-

bellaus auf das Vorhandensein einiger weiterer Fermente zu überprüfen. Zum Vergleich wurde dabei der Speichel von Imagines der Feuerwanze herangezogen.

Zunächst wurde auf das Vorhandensein von Phosphatasen geprüft.

Chromatographiepapier, das auf pH 5,2 bzw. pH 9,2 vorgepuffert war, wurde mit 0,1%iger, frisch bereiteter Lösung von Phenolphthaleinphosphat getränkt. Bei Feuerwanzen-Imagines wurde der Inhalt frisch herauspräparierter Hauptspeicheldrüsen aufgetropft. Die Zwiebelläuse wurden bei Grünlicht zum Einstich in das mit dem Substrat vorher befeuchtete Papier veranlaßt, die Stichstellen ließen sich an Hand einer vorher angebrachten Bleistiftrasterung sehr genau festlegen. Die Papiere wurden dann in einer feuchten Kammer bei 20° C 4 Stunden lang inkubiert und anschließend kurz mit $\frac{n}{10}$ NaOH übersprüht. Wegen der hohen Empfindlichkeit der Methode – das Auskeimen einzelner Pilzsporen führte zur Bildung eines roten Hofes, der Phosphatasenaktivität von Läuse-Stichstellen vortäuschen konnte – mußte unter weitgehend sterilen Bedingungen gearbeitet werden. Die für die Anstichversuche verwendeten Zwiebelläuse wurden für einige Zeit auf steriles, befeuchtetes Filterpapier gesetzt, damit evtl. mit den Tarsen und mit dem Rüssel verschleppte Mikroorganismen abgestreift werden konnten.

Es ließ sich nachweisen, daß Zwiebelläuse weder im saueren noch im alkalischen Milieu wirksame Phosphatasen in ihrem Speichel enthalten. Daß in das Filterpapier tatsächlich Speichel deponiert wird, konnte – wie bereits erwähnt – mit radioaktiv markierten Zwiebelläusen vorher nachgewiesen werden. Es muß natürlich prinzipiell mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß in das Papier qualitativ anderer Speichel wie in Pflanzengewebe abgesetzt wird, jedoch liegen dafür zunächst keine Anhaltspunkte vor.

Der Speichel der Feuerwanze *Pyrrhocoris apterus* L. wies dagegen eine sehr kräftige Phosphatasenaktivität sowohl im saueren (pH 5,2) als auch im alkalischen (pH 9,2) Bereich auf.

In prinzipiell gleicher Weise wurde auf das Vorhandensein von *Phosphorylasen* im Speichel von Zwiebelläusen und Feuerwanzen geprüft. Als Substrat wurde nach Linskens Glucose – 1 – Phosphat mit Citratpuffer vom pH 6,2 als 2prozentige Agarplatte vorbereitet. Die Läuse stachen in feuchtes Chromatographiepapier ein. Filterpapierstückchen mit jeweils 20 Anstichen bzw. mit aufgetropftem Wanzenspeichel wurden auf die Agarplatte aufgelegt und 5 Stunden bei 20° C inkubiert. Anschließend wurde mit Jodlösung übersprüht, dabei auftretende blaue Amyloseflecke zeigen Phosphorylase-Aktivität an. Während bei den Blattläusen keinerlei Amylosebildung auftrat, zeigte der Speichel der Feuerwanze ebenfalls, wenngleich schwache, Phosphorylase-Aktivität.

Letzten Endes wurde auch auf das Vorhandensein von *Proteinasen* getestet. Die Emulsionsschicht von Diapositivplättchen wurde mit Phosphatpuffer nach Sörensen vom pH 6,8 zum Aufquellen gebracht (Linskens, 1955a,b). Auf die noch feuchte, unbelichtete Gelatineschicht wurden bei dem Licht eines hellgrünen Agfa-Dunkelkammerfilters Zwiebelläuse aufgebracht. Die Tiere stechen (Kontrolle wieder mit radioaktiven Läusen) in die Gelatineschicht ein, die Stichstellen wurden mit Pfeilen markiert. Anschließend wurde bei 30° C in einer feuchten Kammer 1 Stunde lang inkubiert; mehrmalige Nachbefeuchtung der Emulsion im Dunkeln war erforderlich. Anschließendes Entwickeln der Plättchen ermöglichte im durchfallenden Licht eines Kleinbildprojektors vorzüglich die Kontrolle einer eventuellen Proteinasenwirksamkeit. Es war jedoch weder an entwickelten noch an unentwickelten Plättchen Proteinasenwirksamkeit zu finden.

Aufgetropftes Speicheldrüsensekret der Feuerwanze verdaute die Gelatine sehr intensiv, fast so stark wie zur Kontrolle mit aufgebrachtes Mitteldarmsekret einer Stabheuschrecke.

Es zeigt sich also, daß der Speichel der Zwiebellaus im Gegensatz zur Feuerwanze weder Phosphatasen oder Phosphorylasen noch Proteinasen aufweist. Ebenso schlecht sind nach den, allerdings an anderen Arten durchgeführten Untersuchungen von Duspiva die Speicheldrüsen in siebröhrensaugenden Aphiden mit Carbohydrasen ausgestattet. Dies ist nicht erstaunlich, da diese Tiere ja dem Phloem in erster Linie Saccharose, Aminosäuren und Amide, also leicht spalt- bzw. resorbierbare Stoffe entnehmen. Die mit Vorliebe in Samen saugende Feuerwanze ist dagegen auf eine Spaltung hochpolymerer Stoffe wie Polysaccharide und Proteine angewiesen. Es ist denkbar, daß infolge des Fehlens von Amylasewirksamkeit die Phosphorylase den Abbau der Stärke durch Phosphorylierungen erleichtert und die Phosphatasen aus den entstandenen Hexosemonophosphaten das Phosphat wieder abspalten.

4. Untersuchungen über die Phasen der Speichelausschüttung in die Pflanze, durchgeführt an radioaktiv markierten Zwiebelläusen

Die von Pflanzenläusen in das Pflanzengewebe injizierten Speichelmengen sind außerordentlich gering. Ihre Erfassung auf Grund chemischer Analyse von Inhaltsstoffen ist zwar qualitativ, nicht aber quantitativ möglich. Werden dagegen die Läuse mit einem künstlich radioaktiven Isotop so behandelt, daß die Tiere und alle ihre Ausscheidungen radioaktiv sind, dann läßt sich die Injektion von Speichelstoffen in die Pflanze genau bestimmen. Bereits Carter (1945) arbeitete mit Radioisotopen, aber erst Day & Irzykiewicz (1953) machten den Versuch, die Speichelabgabe bei zwei Aphiden-Arten, *Myzus persicae* (Sulz.) und *Brevicoryne brassicae* (L.) quantitativ zu erfassen. Es ging den beiden Autoren zunächst um die Feststellung, welcher Anteil an aufgenommener Aktivität wieder mit dem Speichel abgegeben wird. Auf Grund der Messungen wird der Versuch gemacht, die von einer Laus abgegebene Speichelmenge volumenmäßig zu erfassen. Alle derartigen Versuche sind jedoch mit großen Läusezahlen (30–40 Tiere pro Versuch) und langen Anstichzeiten (24 Stunden) durchgeführt worden. In der vorliegenden Arbeit kam es jedoch darauf an, ganz präzise den zeitlichen Ablauf der Speichelinjektion zu klären. Für die Beurteilung der durch aufgesetzte Läuse hervorgerufenen physiologischen Störungen des Pflanzengewebes, die in den nachfolgenden Abschnitten dargestellt werden, war die Klärung folgender Fragen von Wichtigkeit:

1. Geben die Läuse ihren Speichel kontinuierlich und gleichmäßig in das Pflanzengewebe ab oder lassen sich Phasen verstärkter Speichelinjektion finden?
2. Welche Zusammenhänge bestehen zwischen Einstechen bzw. Ziehen der Mundwerkzeuge und Speichelausschüttung in das Pflanzengewebe?

Nur die Verwendung von hochgradig radioaktiven und ständig kontrollierten Einzelindividuen konnte hier zu einem Erfolg führen.

Methode: Zur Markierung der Läuse wurde, wie auch von Carter und Day & Irzykiewicz ^{32}P herangezogen, alle Arbeiten wurden mit *Myzus ascalonicus* Donc. durchgeführt. Das radioaktive Isotop wurde den Läusen auf dem Wege über ihre Wirtspflanze appliziert.

Um möglichst hochradioaktive Läuse zu erhalten, wurden sehr kleine Pflanzenteile – gut geeignet waren kurze, gut wachsende Schnittlauchhalme – in Lösungen mit hoher spezifischer Aktivität (1,0–2,0 mC/ml) eingestellt. Die Pflanze selbst ist bereits nach 3 Stunden hoch radioaktiv, wie mit Autoradiographien gezeigt werden konnte. *M. ascalonicus* saugt in den Siebröhren. Da der Phosphatgehalt des Siebröhrensaftes nur etwa $^1/_{150}$ Mol ist (ZIEGLER, 1956), läßt man die Läuse zweckmäßigerweise etwa 24 Stunden lang an der aktiven Pflanze saugen. Durch noch längeres Saugen läßt sich die von den Läusen aufgenommene Aktivitätsmenge praktisch nicht mehr steigern, es stellt sich offenbar ein Gleichgewicht zwischen Aufnahme und Abgabe von ^{32}P ein. Dabei erfolgt die Abgabe hauptsächlich mit der Exkretion von Honigtau.

Bevor die Läuse zu Messungen über die Speichelabgabe herangezogen wurden, mußten sie 2–3mal in nicht radioaktives Pflanzengewebe einstechen, um äußerlich den Mundwerkzeugen anhaftende Aktivität abzustreifen.

Die Messungen wurden im Max-Planck-Institut für Biophysik in Frankfurt/Main durchgeführt. Auch an dieser Stelle sei Herrn Professor B. RAJEWSKY und seinen Mitarbeitern für die Einarbeitung und ständige freundliche Beratung aufrichtig gedankt. Es standen mir für die Zeit meiner verschiedenen Arbeitsaufenthalte zwei empfindliche Glockenzählrohre FHZ 15 (1,3 mg/cm²) mit Zählwerken vom Typ FH 44 zur Verfügung. Vor jeder Einzelmessung wurde für mindestens 10' der Nullwert gemessen, der recht tiefe Wert war für eine signifikante Messung der geringen Speichelaktivitäten eine Hauptvoraussetzung.

Vor Beginn der Anstichversuche wurde die Aktivität der Läuse gemessen. Die Tiere ließen sich in Rückenlage mit einem Tröpfchen Wasser leicht für 1–2' auf dem in die Meßkammer eingeschobenen Träger in zentrierter Lage fixieren. Diese Zeit genügte zum Messen der hochaktiven Läuse völlig, nur Läuse mit $>$ 25 000 Imp./Min. (gemessen im Abstand von 24 mm vom Glimmerfenster des Zählrohrs) wurden verwendet.

Die radioaktiven Läuse wurden mit einem feinen Haarpinsel auf Veilchenblätter übertragen. Zeitpunkt und Dauer des Einstiches wurden genau registriert. Die Einstichstelle selbst mußte sehr genau gekennzeichnet werden, damit sie zur Zählung der mit dem Speichel eingebrachten Aktivität genau in der Mitte des Objektträgers montiert werden konnte. Die Kennzeichnung erfolgte mit Wasserfarbentupfen, die sich deshalb sehr exakt auf der Gegenseite anbringen ließen, weil im durchfallenden Licht die Laus als Schatten sichtbar war. Die Blattstückchen wurden meist gleich nach Beendigung des Saugens vom Rand her als kleine Dreiecke ausgeschnitten und sofort in die Zählkammer verbracht, die Verwendung verschiedener Farben ermöglichte die sichere Unterscheidung der einzelnen Stichpunkte. Bei den Messungen, die in Abstand von 2,5 mm vom Glimmerfenster des Zählrohrs erfolgten, wurde die Einstichseite, zumeist die Blattunterseite, nach oben gelegt. Da die Rüssellänge der Blattläuse und damit Einspucktiefe als konstant anzusehen ist, darf die Selbstabsorption im Pflanzengewebe immer als gleich gelten, nachdem die verwendeten gleichaltrigen Blätter von einer einzigen Veilchenpflanze genommen waren. Durch die strenge Fixierung des Stichpunktes in der Mitte des Objektträgers blieb auch der geometrische Faktor konstant, da ja der Speichel zunächst punktförmig konzentriert ist, wie durch Autoradiographien (vgl. Abschnitt 4) gezeigt werden konnte.

Alle Messungen wurden als Relativmessungen durchgeführt, wobei jeweils die verschiedenartigen Einstiche des gleichen Tieres miteinander verglichen wurden.

Es muß noch betont werden, daß die verwendete Methodik natürlich nicht unmittelbar die Gegenwart von Speichel, sondern lediglich das radioaktive P-Atom anzeigt. Die Ausscheidung des ^{32}P erfolgt jedoch, wie die vorliegende Untersuchung zeigen wird, in einem derartg gesetzmäßigen Zusammenhang mit Einstich und Ziehen der Stechborsten, daß es in einem konstanten Verhältnis zur Speichelmenge mit diesem abgegeben werden muß. Untersuchungen darüber, ob anorganischer oder organisch gebundener Phos-

phor vorliegt, fehlen noch völlig. Sie sind wegen der geringen Speichelmengen bei unserem Versuchstier kaum durchführbar, könnten aber bei Wanzen einmal in Angriff genommen werden.

Ergebnisse der Anstichversuche

Erstes Ziel der Untersuchung war die Klärung der Frage, ob von der Zwiebellaus während der ganzen Anstichzeit kontinuierlich Speichel in das Pflanzengewebe ausgeschüttet wird. Bei den Messungen der bei verschieden langen Einstichen jeweils von einer Laus in der Pflanze deponierten Aktivität zeigte sich jedoch rasch, daß innerhalb gewisser Grenzen keine Abhängigkeit der Speichelmenge von der Saugdauer besteht. Die erhaltenen Werte streuten aber in einer zunächst unverständlichen Weise. Erst nachdem erkannt worden war, daß die Speichelmenge sehr stark von der Art der Beendigung des Saugens abhängt, konnte eine weiterführende Klärung erfolgen. Die Art der Beendigung des Stiches wurde in der Folge sehr genau protokolliert und experimentell variiert. Es bestehen hierzu folgende Möglichkeiten:

1. Beendigung des Stiches durch selbsttätiges Ziehen der Stechborsten und Weglaufen (natürlicher Vorgang).
2. Sehr rasches, ruckartiges Abstreifen der Laus mit weichem Haarpinsel, die Stechborsten werden in etwa $^1/_{10}$ Sek. aus dem Gewebe gezogen, das Tier verhält sich passiv.
3. Langsames Abstreifen der Laus mit weichem Haarpinsel. Das Tier wird gestört und zieht seine Stechborsten aktiv aus dem Pflanzengewebe. Dauer des Vorgangs 5–6 Sek.

Die nachstehenden Tabellen 2 und 3 zeigen zunächst, daß bei Stichen von 7–80 Minuten Dauer eine bei den Einzeltieren jeweils etwa gleichgroße Aktivitätsmenge gemessen wurde, wenn die Läuse in gleichartiger Weise das Saugen beendet hatten. In diesem Zeitbereich besteht also, wie bereits oben angedeutet wurde, keine Abhängigkeit zwischen Speichelmenge und Dauer des Saugens.

Darüber hinaus kann aus den Messungen entnommen werden, daß die Speichelausschüttung in Phasen erfolgt, die mit dem Einstechen und Ziehen der Stechborsten in Zusammenhang stehen. In den ersten zwei Minuten nach erfolgtem Anstich konnten überhaupt noch keine Aktivitäten gemessen wer-

Tabelle 2

Deponierung von ^{32}p in der Pflanze bei 10 aufeinanderfolgenden Anstichen einer Zwiebellaus-Imago

Stichstelle	Einstichzeit (Min.)	Art des Abstreifens der Laus	Nullwert (Imp./Min.)	Gemessene Gesamt-Aktivität (Imp./Min.)	Meßdauer (Min.)	Menge an deponiertem ^{32}p (Imp./Min. über Null
1	3	ruckartig	16,6	366	20	1,7
2	5	ruckartig	16,6	404	20	3,6
3	3	langsam	17,1	372	20	1,5
4	6	langsam	17,1	422	20	4
5	10	ruckartig	17,8	886	20	26,5
6	11	langsam	17,8	1766	20	70,5
7	60	ruckartig	15,9	696	20	18,8
8	55	langsam	16,4	1668	20	67,0
9	30	ruckartig	16,6	822	20	24,5
10	30	langsam	16,4	1588	20	63,0

Tabelle 3

Deponierung von ^{32}P in der Pflanze bei 10 aufeinanderfolgenden Anstichen einer Zwiebellaus (L_4)

Stich-stelle	Ein-stich-zeit (Min.)	Art des Ab-streifens der Laus	Nullwert (Imp./Min.)	Gemessene Gesamt-Aktivität (Imp./Min.)	Meß-dauer (Min.)	Menge an de-poniertem ^{32}P (Imp./Min. über Null
1	5	ruckartig	17,3	463	25	1,2
2	7	ruckartig	18,0	708	25	10,3
3	7	langsam	16,8	1170	25	30,0
4	8	weggelaufen	16,8	1180	25	30,4
5	11	ruckartig	17,1	715	25	11,5
6	10	langsam	17,3	1178	25	29,8
7	80	ruckartig	17,2	755	25	13,0
8	75	langsam	16,9	1255	25	33,3
9	90	ruckartig	16,2	1605	25	48,0
10	420	ruckartig	17,0	3550	25	125,0

den. Die dabei abgegebenen Speichelmengen dürften so gering sein, daß sie bei unserer Meßanordnung infolge Selbstabsorption und Luftabsorption verlorengehen. Hier zeigte sich eindrucksvoll, welch wertvolle Ergänzung zu den Messungen die autoradiographische Technik darstellt. Wie Abb. 3 zeigt, wird auch bei Kurzstichen von nur 1 Minute Dauer etwas Speichel abgegeben, wenngleich seine Menge überaus gering ist und sich daher nur qualitativ erfassen läßt (Technik vgl. Abschnitt 4).

Abb. 3. Autoradiographie von zwei aufeinanderfolgenden Einstichen einer Zwiebellaus in ein Veilchenblatt. 1. Stich: 1,5 Min. Dauer, Impulsmenge nicht meßbar. 2. Stich: 11 Min. Dauer, Laus langsam entfernt, 66 Imp./Min. über mitll. Nullwert. Vergr. 3mal

Trotzdem sind die in den vorliegenden Versuchen erhaltenen Impulszahlen relativ sehr hoch. In günstigen Fällen konnten von einem Individuum nach zehnminütigem Saugen 76 Imp./Min. im Pflanzengewebe gezählt werden, während Day & Irzykiewiecz von 40 Läusen nach 24 Stunden zusammen maximal nur 70 Imp./Min. registrieren konnten.

Von der 3.–6. Minute nach dem Einstich läßt sich eine, wenn auch immer noch sehr geringe Speichelmenge nachweisen, die endlich zwischen der 6. und 8. Minute sprunghaft ansteigt. Eine erste Phase verstärkter Speichelausschüttung liegt somit, bei den einzelnen Tieren etwas schwankend, zwischen der 6. und 8. Minute nach dem Anstich. Bleibt das Tier ungestört sitzen, so erfolgt keine weitere Speichelinjektion, wie die Versuche mit ruckartig abgenommenen Läusen bei Saugzeiten bis zu 80 Min. ergeben. Dahingegen erfolgt eine zweite Speichelausschüttung, wenn die Tiere genügend Zeit haben, aktiv ihre Stechborsten aus dem Pflanzengewebe zu ziehen; dies ist der Fall, wenn sie entweder selbständig abwandern oder sehr langsam abgestreift werden. Auch das Ziehen der Stechborsten erfordert offenbar Speichel, der dabei vielleicht als Gleitmittel wirkt. Es zeigt sich also sehr deutlich eine zweite, mit dem Ziehen der Stechborsten verbundene Phase verstärkter Speichelausschüttung. Diese zweite Speichelausschüttung ist fast genauso groß wie die am Anfang abgegebene Speichelmenge, was die zahlenmäßige Aus-

wertung der Anstiche von 7 Läusen einer Versuchsserie mit vergleichbaren Speichelaktivitäten ergab:

	Anzahl der Anstiche	M ± m (Imp./Min.)	σ (Imp./Min.)
Speichelaktivität in der Pflanze, Saugzeit 7–80 Min., Läuse ruckartig abgestreift	14	36,3 ± 0,72	2,7
Speichelaktivität in der Pflanze, Saugzeit 7–75 Min., Läuse langsam entfernt bzw. aktiv abgewandert (Gesamtaktivität nach beiden Ausschüttungsphasen)	15	62,2 ± 1,1	4,2

In Abb. 4 wird daher der Versuch gemacht, die Phasen der Speichelausschüttung und deren Mengenverhältnis zur Darstellung zu bringen.

Bei länger dauernden Einstichen – in unseren Versuchen lag die Grenze bei 90 Minuten, der Wert dürfte jedoch sehr stark schwanken – ändert sich die gefundene Aktivitätsmenge. Sie ist höher, als bei einem normalen Stich zu erwarten wäre. Wie Autoradiographien zeigten, entsprechen die abweichenden Werte der Einstiche 9 und 10 (Abb. 6 b) in Tabelle 3 mehr als einem Einstich. Aus solchen Bildern kann entnommen werden, daß auf Veilchenblättern saugende Zwiebelläuse durchschnittlich alle 1,5–2 Stunden ihre Saugstelle wechseln. Es wurde jedoch auch beobachtet, daß Tiere bis zu 5 Stunden an einer Stelle saugten (Abb. 6 a).

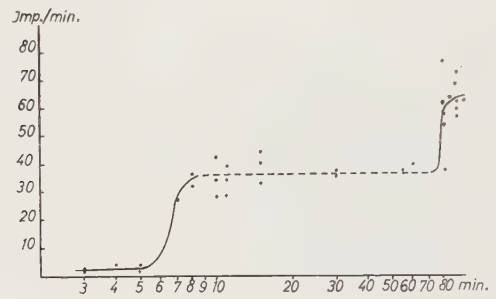


Abb. 4. Speichelausschüttung der Zwiebellaus in zwei Phasen: 1. Phase zwischen 6.-8. Min. nach dem Anstich. 2. Phase bei langsamem Ziehen der Stechborsten. Die Strichelung des mittleren Kurvenabschnittes bedeutet, daß das Ziehen der Stechborsten bei den wiedergegebenen Messungen zwischen der 8. und 80. Minute erfolgte. Die angegebenen Impulszahlen sind Imp./Min. über den Nullwert

5. Autoradiographische Untersuchungen über die Verteilung von Speichel im Stichbereich von Zwiebelläusen

Im Rahmen unserer Zielsetzung ist neben den Untersuchungen über die Speichelausschüttung vor allem auch deren Ausbreitung im Pflanzengewebe deswegen von besonderer Bedeutung, weil ja davon die im einzelnen untersuchten phytopathologischen Effekte abhängen. Über die Verteilung von ^{32}P mit dem Speichel von Schmierläusen und Blattläusen in der ganzen Pflanze durch „Translokation" liegen Untersuchungen vor (Carter 1945, Lawson, Lucas & Hall 1954). So wird z. B. durch an Ananas saugende *Pseudococcus*-Arten eingebrachtes ^{32}P in 31 Tagen über die ganze Pflanze verteilt. Es fehlen aber auch hier völlig detaillierte Untersuchungen über die Ausbreitung des Speichels im direkten Stichbereich von Pflanzenläusen. Die Technik der Autoradiographie ist vorzüglich zu solchen Untersuchungen geeignet. Man kann damit sehr genau die Orte bestimmen, an denen sich der durch ^{32}P markierte Speichel befindet. Durch unterschiedliche Schwärzungsgrade des Filmes lassen sich Konzentrationsunterschiede erfassen.

Die Blätter, welche Anstiche durch radioaktive Zwiebelläuse erhalten hatten, wurden entweder sofort oder nach verschieden langer Zeit zwischen Filterpapier leicht gepreßt und in einem Trockenschrank bei 60° C 8–10 Stunden lang getrocknet. Durch die rasch eintretende Koagulation und nachfolgende Trocknung wird jede weitere Diffusion des markierten Speichels verhindert. Die Blätter wurden dann im Dunkeln zwischen 2 Glasplatten fest auf Röntgenfilm aufgepreßt. Exponiert wurde eine Halbwertzeit, also rund 14 Tage lang. Wichtigste Fehlerquelle ist – wie auch bei den quantitativen Messungen – die Ausscheidung von Radiophosphor mit dem Honigtau. Die mit diesem ausgeschiedenen Isotopmengen sind jedoch derartig groß, daß sie bei den Autoradiographien sofort als dichte, großflächige Schwärzungen auffallen (Abb. 5). Gleiches gilt bei Auszählungen mit dem Glockenzählrohr, wo die gemessenen Impulszahlen um 2 Zehnerpotenzen höher liegen als bei Messung der reinen Speichelaktivität.

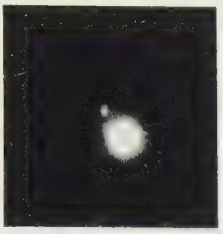


Abb. 5. Autoradiographie von besogenen Schnittlauchhalmen. Der große helle Fleck zeigt besonders hohe, durch einen Honigtautropfen verursachte Aktivität an. Der kleine Fleck ist eine Stichstelle mit reiner Speichelaktivität. Vergr. 3mal

Vor allem interessiert die Wirkungssphäre von Einzelläusen und Läusegruppen, d. h. der durch Speichelinjektion und Speicheldiffusion erfaßte Bereich des Blattgewebes. Aus Abb. 6 a läßt sich ersehen, daß eine Laus bis zu 5 Stunden an einer Saugstelle verbleiben kann, ohne diese zu wechseln. In dieser Zeit beginnt der beim Einstich injizierte Speichel bereits kreisförmig

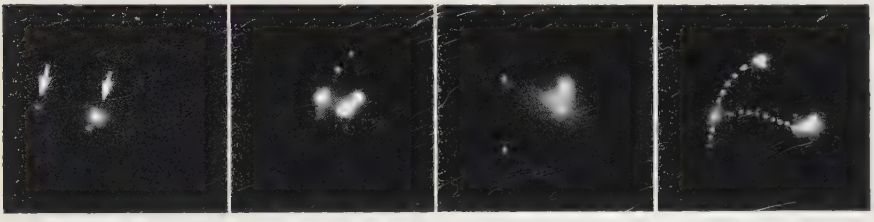


Abb. 6 a-d. Autoradiographien von Zwiebellaus-Speichel in Veilchenblättern, Vergr. 3mal, Besprechung im Text

in die Umgebung zu diffundieren. Das Tier ist nach 5 Stunden abgewandert und hat 2,5 mm weiter links erneut eingestochen und eine Stunde gesaugt, ehe es ruckartig abgestreift wurde.

Abb. 6 b zeigt die Saugstellen einer Laus an, die 7 Stunden lang gesaugt hat (Einstich Nr. 10, Tabelle 3). Das Tier hat auf einer Fläche von 5 mm² viermal den Saugort unter voller Speichelausschüttung gewechselt und zusätzlich einige Probestiche angebracht. Auch hier ist die Diffusion des Speichels bereits gut zu erkennen.

In Abb. 6 c ist die Saugtätigkeit einer Laus während 8,5 Stunden dargestellt. Der Speichel ist von den zentral gelegenen Einstichstellen aus schon recht weit diffundiert und hat sich auf einer Fläche von rund 10 mm² ausgebreitet.

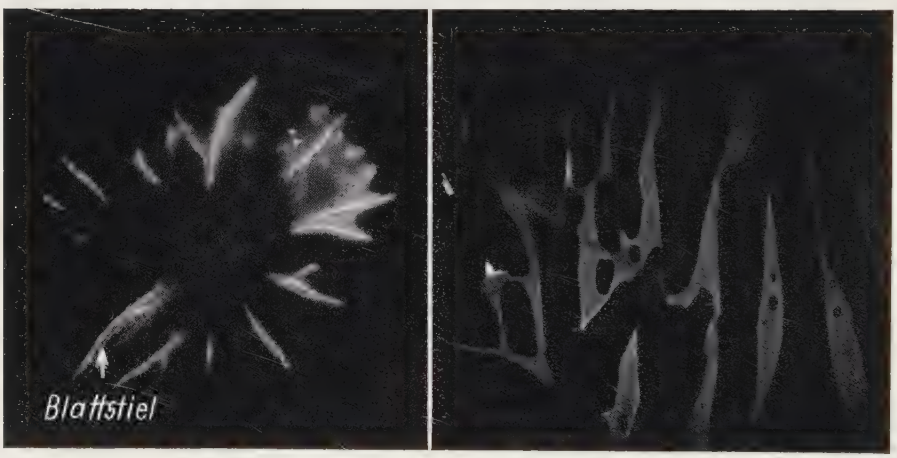
Besonders interessant ist die Autoradiographie in der Abb. 6 d. Hier hat ein Tier 5,5 Stunden lang unter mindestens dreimaligem Wechsel des Ortes gesaugt. Es zeigt sich zwar eine allgemeine Speicheldiffusion in die Umgebung der Saugstellen, es sind aber darüber hinaus im Original zwischen den Saugpunkten ganz feine Verbindungslinien (da diese auf dem Photo nur schlecht

sichtbar waren, wurde ihr Verlauf durch Retuschierung hevorgehoben) erkennbar, welche Speicheldiffusion entlang den sich an der unteren linken Saugstelle gabelnden Blattnerven anzeigen. Durch die Mitbeteiligung der Siebröhren kommt es hier innerhalb 5,5 Stunden bereits zu einer Speichelausbreitung über rund 20–30 mm².

Die sehr starke Speichelausbreitung entlang der Blattnerven zeigen auch die folgenden Autoradiographien. Vermutlich findet dabei der Transport nicht nur in den angestochenen Siebröhren, sondern auch in den wasserleitenden Gefäßen statt. Nähere Untersuchungen dieser Frage stehen noch aus.

Abb. 7. Speichelausbreitung entlang der Nerven eines Schnittlauchhalms. Vergr. 2mal

Bei mehrtägigem Saugen werden bereits durch kleine Gruppen von Läusen die Speichelstoffe über große Flächenanteile eines Blattes verteilt. Die Abb. 8a und b zeigen Autoradiographien von Veilchenblättern, die jeweils 4 Tage lang mit Läusen besetzt waren. Aufgesetzt wurden auf jedes Blatt 5 Imagines, bei der Abnahme waren noch 8 bzw. 11 in der Zwischenzeit geborene Junglarven dazugekommen. Auffällig ist auch hier wieder, daß die Blattnerven und auch der Blattstiel (Abb. 8a) die höchste Aktivität aufweisen. Jedoch ist sehr deutlich erkennbar, daß auch das zwischen den Nerven liegende Blattgewebe flächenhaft durchdrungen wird. Auch bei dieser Ausbreitung wirken in erster Linie Strömungskräfte mit, wie



a b

Abb. 8 a und b. Speichelausbreitung in Veilchenblättern. Vergr. 3mal, Besprechung im Text

die Abb. 8b außerordentlich gut zeigt. Das hier autoradiographierte Blatt ist wesentlich größer als das Blatt der Abb. 8a und die Läuse haben vor allem an kleineren Blattnerven gesaugt. Bei Lupenkontrolle des noch getrocknet vorhandenen Blattes läßt sich zeigen, daß die „Speichelbrücken" zwischen den einzelnen Nerven entlang der Blattspurstränge, das sind die feinsten Endigungen des Leitungsbahnensystems, verlaufen.

Bei noch dichter beisammen sitzenden Läusegruppen wird der Speichel gleichmäßig über das ganze Blattstück verteilt (Abb. 9).

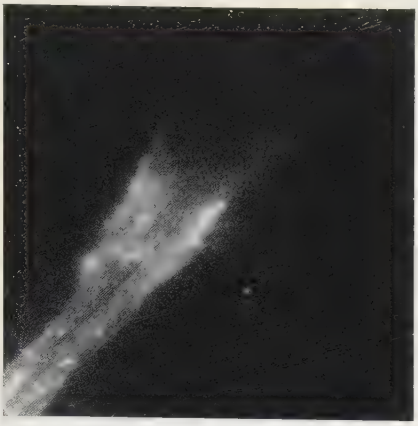


Abb. 9. Speichelausbreitung in einem Blatt von Viola tricolor. An der Blattbasis haben 3 Imagines und 13 L_{2-3} 2,5 Tage lang gesaugt. Vergr. 3mal

Die autoradiographischen Untersuchungen vermitteln somit recht genaue Vorstellungen von der Verteilung des mit dem Speichel eingebrachten ^{32}P im Stichbereich der Läuse. Wenn auch aus der Verteilung des ^{32}P nicht mit Sicherheit auf eine völlig gleichartige Verbreitung des Speichels selbst geschlossen werden darf, so sind die gewonnenen Bilder doch dazu geeignet, die Zusammenhänge zwischen Speichelausbreitung und phytopathologischen Effekten einer vorläufigen Klärung zuzuführen. Recht genau war dies möglich bei der Untersuchung der Speichelwirkungen im Epidermishäutchen von *Allium cepa* L. Nach der von uns angegebenen Methode (Kloft und Marek, 1955) kann man die Einstichstelle von Zwiebelläusen dadurch markieren, daß man den Tieren den Rüssel abschneidet und diesen im Gewebe stecken läßt. Bei Verwendung von Läusen, die radioaktiv markiert sind, läßt sich an Hand der Stripping-Film-Methode die Ausbreitung des ^{32}P in den einzelnen Zellen verfolgen. Auf die sich daraus ergebenden Folgerungen wird in Kapitel V kurz eingegangen; die Ergebnisse der autoradiographischen Untersuchungen an Zwiebelläusen werden von Marek mitgeteilt werden.

6. Röntgenradiographische Untersuchung der Speichelinjektion von Zwiebelläusen

Die Permeabilität der Kutikula und die Bedeutung ihrer einzelnen Schichten

Die Verwendung sehr weicher Röntgenstrahlen erlaubt auch die Darstellung der organischen Strukturen geringer Dichte, wie sie z. B. nicht sklerotisierte Pflanzengewebe besitzen.

Im Max-Planck-Institut für Biophysik in Frankfurt/Main ist von H. Mergler eine entsprechende Röntgenkamera entwickelt worden. Nachdem die Darstellung von Calziumoxalat-Kristallen in Blattgeweben bereits hervorragend gelungen war, schlug Herr Mergler die Röntgen-Abbildung des injizierten Speichels vor, wozu natürlich dessen „Markierung" mit einem absorbierenden Stoff Voraussetzung war. Herrn Kollegen Mergler möchte ich für die freundliche Durchführung der Aufnahmen und die Überlassung der Vergrößerungen der Mikroradiogramme aufrichtig danken.

Als geeignetes Kontrastmittel erwies sich $CaCl_2$; Schnittlauchhalme wurden in 1,4%ige Lösungen des Salzes eingestellt. Nach 24 Stunden wurden die Zwiebelläuse aufgesetzt, die nach einem weiteren Tag für die Anstichversuche verwendet werden konnten. Das überkonzentrierte $CaCl_2$ war in keiner Weise für die Aphiden abschreckend, gleiches galt für das Saugen an Halmen, die in 1%iger Lösung von $Pb(NO_3)_2$ gestanden hatten. Das $Pb(NO_3)_2$ wirkte jedoch auf die Läuse toxisch.

Die durch das Saugen in den $CaCl_2$-reichen Pflanzen selbst mit dieser Verbindung angereicherten Läuse wurden auf normale Veilchenblätter übertragen. Die Einstichstelle wurde markiert, anschließend ausgeschnitten und in Kontakt mit einer extrem feinkörnigen Photoemulsion in der Röntgenkamera radiographiert. Der Druck in der Kamera betrug dabei, um die Luftabsorption zu eliminieren, weniger als 0,*1* Torr.

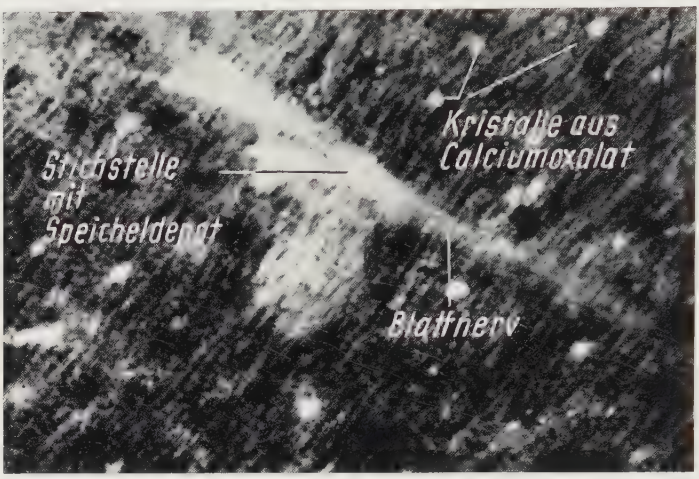


Abb. 10. Mikroradiogramm eines Veilchenblattes mit einem Einstich von 30 Min. Dauer. Der Stich war in einen Blattnerven erfolgt; der $CaCl_2$-haltige Speichel hat sich auf einer Seite auch in das Mesophyll ergossen. Vergr. 100mal. Bremsspektrum 2,5 kV, 200 μ Be-Fenster, 140 mA, 300 sec

Nach dem Entwickeln der Aufnahmen erfolgte ihre Auswertung mikroskopisch bei Durchlicht. Die Abb. 10 ist die Vergrößerung einer Mikroradiographie.

Das Verfahren ermöglicht ohne Herstellung von Gewebeschnitten unter gleichzeitiger Abbildung der Blattstruktur eine detailreiche radiographische Darstellung des injizierten Zwiebellausspeichels und ist daher eine wertvolle Ergänzung zu den mit ^{32}P erhaltenen Bildern. Weiterführende Untersuchungen konnten noch nicht in Angriff genommen werden.

IV. Die Nahrungsaufnahme der Pflanzenläuse

1. Allgemeine Bemerkungen

Das Auffinden von Phasen der Speichelausschüttung und deren zeitliche Fixierung bei der Zwiebellaus forderte dazu heraus, einige Überlegungen zur Nahrungsaufnahme der Pflanzenläuse anzustellen. Von primärem Interesse ist zunächst einmal die Feststellung, welche Gewebe von den Pflanzenläusen besogen werden. Bereits Büsgen (1891) hat erkannt, daß die Pflanzenläuse hinsichtlich der von ihnen besogenen Gewebe in zwei Typen, nämlich Siebröhrensauger und Parenchymsauger getrennt werden können. Saxena (1954) hat bei Zwergzikaden eine gleichartige Unterteilung in Phloemsauger und

Mesophyllsauger getroffen. Zwischen diesen beiden Typen bestehen bei den Zwergzikaden sehr weitgehende Unterschiede hinsichtlich der Ausstattung des Speichels mit Fermenten, die bei Mesophyllsaugern reichhaltiger ist.

Auch bei den Pflanzenläusen dürften bedeutsame physiologische Unterschiede zwischen Siebröhrensaugern und Parenchymsaugern bestehen, deren Untersuchung noch am Anfang steht. Bei den Parenchymsaugern erfolgen die Einstiche interzellular, es werden aber auch intrazelluläre Anstiche getätigt.

Die Nahrungsaufnahme in Siebröhren, also die intrazelluläre Aussaugung von Zellsaft, ist nach Überzeugung des Verf. ein abgeleitetes Verhalten, das speziell zur Ausbeutung dieses Gewebes geeignet ist. Unsere Untersuchungen über die Wirkung von Stichen der Zwiebellaus auf die Epidermiszellen von *Allium cepa* L. (Marek und Kloft, 1956) ermöglichen hierzu einige Überlegungen: Intrazellulär getroffene Epidermiszellen wurden sofort abgetötet, wenn die Stechborsten tief in die Zelle eingedrungen waren. Wenn dagegen der Protoplast nur seitlich durchstochen war, ohne daß die Vakuole berührt wurde, dann blieb die Koagulation auf einen kleinen Plasmabezirk beschränkt. Die Siebröhrenzellen haben im Verhältnis zu dem vom Assimilatstrom gebildeten Inhalt ihrer Zentralvakuole nur sehr wenig Plasma. Dieses liegt der Zellwand fest an und ist nur sehr schwer plasmolysierbar (Ziegler, 1956). Es darf daher angenommen werden, daß beim Einstich der Plasmaschlauch der Siebröhrenzelle nur lokal geschädigt wird. Dabei ist von Wichtigkeit, daß der hierfür verantwortliche Speichel nicht kontinuierlich, sondern nur beim Einstechen abgegeben wird. Kennedy & Mittler (1953) haben die in das Phloem versenkten Stechborsten von Rindenläusen abgeschnitten. Die Tatsache, daß bis zu vier Tagen Dauer kontinuierlich Siebröhrensaft aus dem Rüsselstumpf quoll, bestätigt, daß die angestochene Siebröhrenzelle voll funktionsfähig bleibt.

Wie unsere Untersuchungen, über die Marek im einzelnen berichten wird, weiterhin zeigten, ist bei weitem die Mehrzahl der Zwiebellausanstiche in Epidermishäutchen rein interzellular. Es muß daher von den Siebröhren ein besonderer, zum intrazellulären Anstich führender Reiz ausgehen. Vermutlich erfolgt die Steuerung durch die alkalische Reaktion des Siebröhrensaftes. Nach Ziegler (1956) liegen dessen pH-Werte zwischen 7,9–8,4, während das übrige Gewebe schwach sauer ist. Für phloemsaugende Zikaden konnte die Bevorzugung alkalischer Medien experimentell nachgewiesen werden (Fife & Frampton, 1936; Nuorteva, 1952). Die Tatsache, daß viele Pflanzenläuse zwar in der unmittelbaren Umgebung des Phloems saugen, dieses aber niemals anzapfen, weist eindrucksvoll auf die Spezialisierung der Phloemsauger hin. Nach Enser (1950) führen nämlich die Stechborsten der San-José-Schildlaus direkt an den Siebröhren vorbei, sie nehmen aber nur im Kambium Nahrung auf. Weiterhin berichtet Balch (1952), daß *Dreyfusia piceae* Ratz. zwar an jungen Trieben das Phloem erreicht, aber nicht in dieses eindringt.

Das Erreichen des Phloems wird den Pflanzensaugern durch dessen periphere Lage in den Leitbündeln der Sprosse höherer Pflanzen erleichtert. In den Blattleitbündeln liegen die Siebröhren unten. Vielleicht läßt sich daraus die Bevorzugung der Blattunterseite durch die Läuse erklären, obwohl noch andere Faktoren, wie höhere relative Luftfeuchtigkeit (stomatäre Transpiration!) und geringere Lichtintensität mitwirken dürften. Es gibt aber auch Ausnahmen, da manche Blattläuse auf der Blattoberseite saugen; vor allem bei Übervölkerung wandern einzelne Individuen dorthin ab. Bei radiärsym-

metrischen Trieben sind ebenfalls Ausnahmen möglich, wenn der Stengel hohl und durch Verletzungen auf der Innenseite zugänglich ist.

An dem zu den Aminosäure-Analysen herangezogenen und in Kapitel III/2 erwähnten geknickten Stengel der Distel *Cirsium palustre* (L.) Scop. konnte dies beobachtet werden. Hier waren zahlreiche Aphiden der Art *Brachycaudis cardui* L. in das Innere des Hohlstengels eingedrungen und saugten von der Innenseite her.

2. Messungen und Berechnungen zur Mechanik der Nahrungsaufnahme bei der Zwiebellaus

Die von einer Zwiebellaus aufgenommene Saftmenge ist für unsere Untersuchungen über den Einfluß der Saugtätigkeit auf die Wasserbilanz und den Stoffwechsel der Wirtspflanzengewebe von großer Bedeutung. Der Arbeit von Kennedy & Mittler (1953) kann entnommen werden, daß aus den gekappten Stechborsten der großen Lachnide *Tuberolachnus salignus* (Gmelin) eine Menge von 1 mm^3/h an Pflanzensaft abtropfte. Dieses Volumen stimmt recht gut mit der Honigtauabgabe lebender Läuse überein. Die aus dem After ausgeschiedene Flüssigkeitsmenge muß ja unter Abzug der Speichelflüssigkeit und des durch Eigentranspiration der Laus verlorenen Wassers der aufgenommenen Nahrungsmenge entsprechen. Bei Siebröhrensaugern ist die Speichelmenge deswegen gering zu veranschlagen, weil nach unseren an der Zwiebellaus gewonnenen Ergebnissen nicht kontinuierlich Speichel ausgeschieden wird.

Von *Myzus persicae* (Sulz.), einer nahen Verwandten unserer Zwiebellaus, liegen Angaben von Day & Irzykiewicz vor, wonach ein Tier durchschnittlich 0,07 mg/h aufnimmt. Die Autoren ließen die Läuse in radioaktiven Blättern saugen und berechneten auf Grund der bekannten Aktivität einer Blattgewichtseinheit aus der aufgenommenen Aktivität die Nahrungsmenge der Läuse. Da mit ^{32}P gearbeitet wurde, dürften die ermittelten Ergebnisse insofern etwas zu gering sein, als *M. persicae* ja Siebröhrensauger ist. Nach den Untersuchungen von Ziegler (1956) ist aber in den Siebröhren die P-Konzentration wesentlich geringer als im Blattparenchym selbst, da keine Zuckerphosphate transportiert werden. Die gemessene Impulszahl dürfte also einer größeren Menge Siebröhrensaft als Blattgewebe entsprechen. Unsere eigenen gravimetrisch durchgeführten Messungen über die Nahrungsmenge ergaben für *Myzus ascalonicus* Donc. tatsächlich einen etwas größeren Wert, im Durchschnitt 0,09 mg/h je erwachsene Laus (Tab. 4).

Auswertbar waren nur solche Versuche, bei denen keine der Läuse Honigtau abschied. Die Kontrolle erfolgte durch dauernde Beobachtung der Tiere.

Tabelle 4

Bestimmung der Nahrungsaufnahme von erwachsenen Zwiebelläusen durch Wägung vor und nach dem Saugen

Saugzeit	Anzahl der Läuse	Ausgangs-gewicht	Endgewicht	Differenz	Gewichtszunahme für 1 Laus/h
65 Min.	7	2,70 mg	3,38 mg	0,68 mg	0,097 mg
35 Min.	12	4,77 mg	5,79 mg	0,51 mg	0,087 mg
65 Min.	9	3,80 mg	4,61 mg	0,79 mg	0,088 mg

Bei der Berechnung der aufgenommenen Nahrungsmenge je Stunde wurden von der Gesamtstichzeit 5 Minuten abgezogen, da es sich herausgestellt hatte, daß die Zwiebellaus offenbar erst 5–6 Minuten nach dem Anstich meßbare Nahrungsmengen aufnimmt. Die entsprechenden Versuche wurden mit nicht aktiven Läusen durchgeführt, die an hochradioaktiven Schnittlauchhalmen saugten. Nur bei Läusen, die länger als 5–6 Minuten gesaugt hatten, konnte eine über dem Nullwert liegende Aktivität, die auf Nahrungsaufnahme zurückzuführen war, gemessen werden. Da autoradiographische Untersuchungen auch noch Aktivitäten anzeigen, die unter der Nachweisgrenze eines empfindlichen Glockenzählrohres liegen, wurden Kontaktautoradiographien von leicht gequetschten Läusen mit verschiedenen Saugzeiten nach der Stripping-Film-Methode durchgeführt. Bei Läusen mit einer Saugzeit unter 5 bis 6 Minuten war nur sehr schwache Aktivität am Rüssel zu erkennen, bei längerem Saugen zeigte sich auch im Thoraxbereich eine Schwärzung. Diese Ergebnisse deuten auf einen engen Zusammenhang zwischen Nahrungsaufnahme und erster Phase der Speichelausschüttung hin: Die eigentliche Nahrungsaufnahme beginnt offenbar erst nach der Speichelinjektion. Vorher steigt jedoch wahrscheinlich bereits Pflanzensaft bis zum oberen Ende des Nahrungsrohres und erlaubt der Blattlaus eine Geschmacksprüfung mit den dort liegenden Sinneszellen, wie sie sowohl an der Rüsselspitze als auch im Stechborstenlumen fehlen. Auch die an *Myzus persicae* (Sulz.) erhaltenen Ergebnisse von Bradley (1954) deuten auf eine sofortige Saftaufnahme durch das Nahrungsrohr hin. Bradley fand, daß Läuse, die nur 5 Sekunden lang in virusinfizierte Pflanzen gestochen hatten, das Virus bereits übertragen konnten. Dies könnte allerdings auch durch äußerlich den Stechborsten anhaftende Viruspartikel erfolgen.

Es war von Interesse, zum Mechanismus der Nahrungsaufnahme einige Überlegungen und Überschlagsberechnungen[6] anzustellen. Es geht dabei um die Frage, ob die Pflanzenläuse überhaupt als Pflanzensauger zu bezeichnen sind, oder ob ihnen der Pflanzensaft durch den in der Pflanze herrschenden Überdruck in den Nahrungskanal gepreßt wird. Die Versuche von Kennedy & Mittler (1953) scheinen dies für *Tuberolachnus salignus* (Gmelin) zu beweisen, da aus den gekappten Stechborsten ja noch 4 Tage lang ununterbrochen Siebröhrensaft quoll. Für Parenchymsauger dürften evtl. nur dann derartige Verhältnisse zu erwarten sein, wenn sie in besonders saftreiches unter hohem Turgordruck stehendes Gewebe einstechen, wie dies nach Wartenberg (1953) für Blutlausgallen gilt.

Zuerst war zu prüfen, wieweit reine Kapillarkräfte das anfängliche Aufsteigen des Pflanzensaftes im Nahrungsrohr bewirken können.

Zugrunde gelegt wurde eine 20prozentige Saccharose-Lösung, da nach den Untersuchungen von Ziegler (1956) der Siebröhrensaft (von Laubbäumen) 15–22,4prozentigen Rohrzuckerlösungen entspricht. Aus nachstehender Formel läßt sich für eine Flüssigkeit die Kapillarkonstante γ berechnen:

$$\gamma = \frac{h \cdot r \cdot \varsigma}{2}$$

Dabei ist h die Kapillarsteighöhe, die mit einer Glaskapillare von bekanntem Durchmesser ermittelt wurde, und ς die Dichte einer 20prozentigen Rohrzuckerlösung = 1,082 g · ml^{-1}. Für γ ergab sich 2,899. Setzt man in die

[6] Für freundliche Beratung danke ich Herrn Dr. W. Rüttiger vom Physikalisch-Chemischen Institut der Universität Würzburg.

Formel den Radius des Nahrungsrohres der Zwiebellaus mit 0,55 µ ein, so ergibt sich eine Kapillarsteighöhe h = 9,75 m. Auf Grund reiner Kapillarkräfte könnte also der Siebröhrensaft im Nahrungsrohr der Zwiebellaus rund 10 m hochsteigen. Natürlich besteht die Möglichkeit, daß irgendwelche Pflanzenstoffe die Oberflächenspannung ändern. Da es sich jedoch um eine Überschlagsrechnung handelt, wird diese Möglichkeit ebenso vernachlässigt wie die Frage der vollständigen Benetzbarkeit des Nahrungsrohres.

Zur Förderung des ermittelten Stundenvolumens (V) von 0,09 mm^3 (= stündliche Nahrungsaufnahme der Zwiebellaus) werden jedoch Kräfte benötigt. Die Berechnung der mittleren Geschwindigkeit $\overline{w}$ aus dem Ansatz

$$V = \pi r^2 \overline{w} t$$

ergab die beachtliche hohe Strömungsgeschwindigkeit von 26,4 $mm\,sec^{-1}$. Nachdem Ziegler (1956) auf unsere Bitte hin freundlicherweise die Viskosität des Siebröhrensaftes bestimmt hat, besteht auch die Möglichkeit, den Druckabfall $\triangle p$, der zur Förderung des Stundenvolumens $V = 0{,}09\ mm^3$ im Nahrungsrohr der Zwiebellaus erforderlich ist, zu berechnen. Nach Ziegler bestimmt der Saccharosegehalt des Siebröhrensaftes praktisch ausschließlich dessen Viskosität, da die übrigen Inhaltsstoffe infolge ihrer geringen Menge nicht ins Gewicht fallen. Angewandt wird das Gesetz von Poiseuille:

$$\triangle p = \frac{8\,l\,\eta}{\pi\, r^4 t} \cdot V$$

Für l wird die Länge der Zwiebellausstechborsten mit 1,0 mm und für die dynamische Zähigkeit η einer 20prozentigen Rohrzuckerlösung der Wert 0,0196 $g \cdot cm^{-1} \cdot sec^{-1}$ (D'Ans u. Lax, 1949) eingesetzt. Die Berechnung ergibt

$$\triangle p = 1{,}37 \cdot 10^7 \frac{dyn}{cm^2} = 14{,}2\ \text{Atm.}$$

Leider sind über den hydrostatischen Binnendruck, der in den Siebröhren herrscht, keine zahlenmäßigen Angaben bekannt[7], auch der Transportmechanismus der Assimilate ist noch immer ungeklärt (Huber und Bauer, 1955). Wir sind daher nicht in der Lage anzugeben, ob der für den Transport des Nahrungssaftes in den Stechborsten erforderliche Druck von rund 14 Atmosphären durch die Pflanze geliefert wird. Es ist dies jedoch aus den Befunden von Kennedy & Mittler (1953) abzuleiten, da ja aus den gekappten Stechborsten kontinuierlich Siebröhrensaft ausläuft. Auch Duspiva (1954) leitet daraus ab, daß der Turgordruck in der Siebröhre der Wirtspflanze als treibende Kraft für die Nahrungsversorgung der Laus eine größere Bedeutung hat, als die Saugtätigkeit des Tieres. Dies würde also bedeuten, *daß zumindesten die in Siebröhren stechenden Läuse den Pflanzensaft nicht saugen, sondern in ihre Mundöffnung gepreßt bekommen* und nur schlucken müssen. Die Enge der als Nahrungsrohr dienenden Kapillare würde dann gewissermaßen als „Kapillarbremse" das Tier vor einem allzu großen Nahrungsüberschuß schützen. Ein derartiger Überschuß ist tatsächlich gegeben, da mit dem Honigtau die nicht resorbierten Bestandteile des Siebröhrensaftes ausgeschieden werden (Duspiva, 1954).

Für die Frage einer Störung der Siebröhrenfunktion durch das Abzapfen von seiten der Läuse ist noch folgende Überlegung bedeutsam: Beim Anschneiden der Siebröhren von Laubbäumen wird deren Inhalt schlagartig ausgepreßt. Da der Vorgang sofort beendet ist, handelt es sich nach Frey-

[7] Nach freundl. schriftl. Mitt. von Prof. Dr. H. Ziegler, jetzt Darmstadt.

Wyssling (1953) um eine *elastische Entleerung* unter Kontraktion der Kapillaren. Beim Anzapfen von Siebröhren durch Pflanzenläuse mit Nahrungsrohren, deren Radius in der Größenordnung von 0,5 µ liegt, kann jedoch keine elastische Stoßentleerung eintreten. Dies ergibt sich schon ganz einfach aus dem Verhältnis der Radien, die ja mit der 4. Potenz in die Gesetze von Poiseuille eingehen; der Siebröhrenradius wurde an Schnittlauch nach eigenen Präparaten mit 3,25 µ bestimmt.

Die ausgeführten z. T. überschlägigen Berechnungen ermöglichen einen ersten Einblick in den Mechanismus der Nahrungsaufnahme bei in Siebröhren saugenden Aphiden. Eine weitere Klärung wird erst möglich sein, wenn von pflanzenphysiologischer Seite der Transportmechanismus in den Siebröhren und die dort herrschenden Druckverhältnisse geklärt sind.

V. Die Einwirkung pflanzensaugender Insekten auf den Wasserhaushalt pflanzlicher Gewebe

Pflanzensaugende Insekten sind in hohem Maße vom Wasserhaushalt der Wirtsgewebe abhängig, da sie diesen ja flüssige Nahrung entnehmen müssen. Allein durch den Flüssigkeitsentzug greifen sie bereits in die Wasserbilanz der Wirtspflanze ein. Darüber hinaus war zu vermuten, daß ähnlich wie die Stoffwechselprodukte gewisser parasitischer Pilze (Gäumann und Mitarbeiter, 1947–1954; Kern, 1955, 1956) auch der Speichel der Pflanzenläuse Veränderungen der Wasseraufnahme und Transpiration der betreffenden Pflanzenteile verursacht. Da für die Erfüllung aller physiologischen Funktionen ein hoher Wassergehalt und Wasserumsatz in der Pflanze erforderlich ist, war es bedeutsam, diese Möglichkeit experimentell zu überprüfen.

1. Messungen über die Einwirkung der Saugtätigkeit verschiedener Aphidenarten auf Wasseraufnahme und Transpiration von Pflanzenteilen

Erste Messungen wurden an Zweigen von *Prunus padus* L. durchgeführt, die mit der Aphide *Rhopalosiphum padi* (L.) besetzt waren (Kloft, 1954).

Die Untersuchungen wurden im April 1954 im Institut für Spezielle Botanik der Eidgen. Techn. Hochschule in Zürich mit der von Gäumann und Mitarbeitern für die Untersuchung der Wirkung von Welketoxinen geschaffenen Apparatur begonnen und später in Würzburg fortgeführt. Alle Messungen wurden bei konstanten Bedingungen von Licht (6500 Lux), Temperatur (21–22° C) und relativer Luftfeuchtigkeit (50–55 %) durchgeführt. Mit den Messungen wurde immer erst dann begonnen, wenn die Pflanzenteile mindestens 8–10 Stunden an diese Verhältnisse akklimatisiert waren. Um mit möglichst hohen Läusezahlen pro Flächeneinheit arbeiten zu können, wurde mit Einzelblättern in einem Kapillarpotetometer gearbeitet (Abb. 11). Die Ablesungen und Wägungen erfolgten in Abständen von 15 Minuten.

Alle Werte sind auf 10 cm² Blattfläche (einseitig gemessen) bezogen. Für die Flächenmessungen wurde ein Präzisions-Polarplanimeter[8] verwendet. Jeder Oberflächenwert wurde zur Erhöhung der Genauigkeit aus drei Einzelmessungen ermittelt. Bei Blättern, deren Oberfläche durch die Saugtätigkeit von Aphiden verkräuselt und somit uneben war, muß mit einem Meßfehler bis zu 5 % gerechnet werden. Die Art der statistischen Bearbeitung der Ergebnisse geht aus dem Text hervor.

[8] Für freundliche langfristige Überlassung des Meßinstrumentes danke ich Herrn Prof. Autrum, damals Direktor des Zool. Instituts Würzburg, aufrichtig.

Die Einzelblattversuche wurden vor allem mit den Aphiden *Sappaphis mali* (Ferr.) an Apfelblättern und *Hyalopterus pruni* Koch an Zwetschenblättern durchgeführt. In allen untersuchten Fällen sinkt die Wasseraufnahme nach dem Aufsetzen der Läuse bereits nach 15, spätestens nach 30 Minuten schockartig ab. Sie steigt dann vielfach über den Ausgangswert an und stellt sich nach mehreren größeren Schwankungen im Verlauf von etwa 2 Stunden wieder ungefähr auf den alten Wert ein. Die Transpirationswerte machen diese Schwankungen ziemlich gleichmäßig mit (Abb. 12). Das Abnehmen der Läuse führt wiederum zu schockartigen Schwankungen von Wasseraufnahme und Transpiration, die Werte schwanken jedoch nicht mehr so stark wie nach dem Aufsetzen.

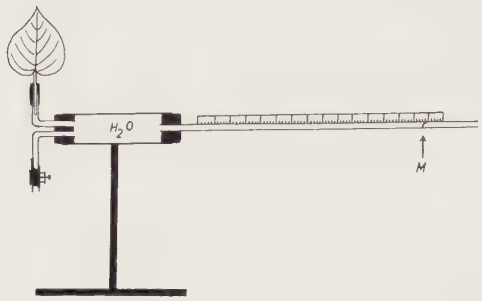


Abb. 11. Kapillarpotetometer für Versuche mit Einzelblättern. M Meniskus der Wassersäule im Kapillarrohr; 1 mm Kapillarrohr hat ein Volumen von 0,00385 ml

Die bei *Sappaphis* (Ferr.) und *Hyalopterus pruni* Koch durchgeführten Einzelblattversuche führten zu gleichsinnigen Befunden. Sie bestätigen die Ergebnisse, die in allen Vorversuchen an Traubenkirschenzweigen bei Besetzung mit *Rhopalosiphum padi* (L.) erhalten wurden (Kloft, 1954). Sehr wichtig, ist, daß die Wirkungen eng an Aufsetzen und Abnehmen der Blattläuse, somit an deren Einstichen bzw. an das Ziehen der Mundwerkzeuge gekoppelt sind. Nachdem unsere Untersuchungen ergeben haben, daß jeweils hierbei Speichel ausgeschüttet wird (vgl. S. 353), darf angenommen werden, daß die Effekte auf die Wasserbilanz eine Wirkung des Pflanzenlausspeichels sind.

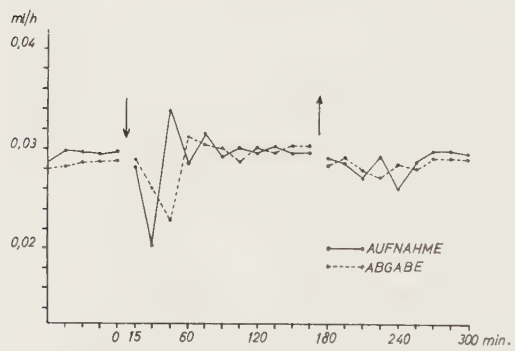


Abb. 12. Der Wasserhaushalt eines Zwetschenblattes von 20 cm², das nach erfolgter Akklimatisierung mit 20 Blattläusen (*Hyalopterus pruni* Koch) besetzt wurde. Bei ↓ wurden die Läuse aufgesetzt, bei ↑ abgestreift. *Abszisse:* Versuchsdauer in Minuten (nur ausschnittsweise Wiedergabe). *Ordinate:* Wasseraufnahme und Wasserabgabe (Gesamttranspiration) in ml/h, bezogen auf 10 cm² Blattfläche

Bereits die immer wieder beobachtete geringe Höhe der Wasserbilanzschwankungen nach dem Abnehmen der Blattläuse scheint darauf hinzuweisen, daß die Empfindlichkeit besogener Pflanzenteile allmählich abnimmt. Noch deutlicher wird dies jedoch bei mehrmaligem Aufsetzen von Läusen auf das gleiche Blatt (Tab. 5).

In der vorstehenden Tab. 5 wurde zum Zwecke der statistischen Bearbeitung der Effekte von Läusen (*Hyalopterus pruni* Koch) auf die Wasserbilanz von Zwetschenblättern das Ergebnis von 20 Einzelblattversuchen zusammengefaßt. Die gemessenen Werte waren bei 15minütiger Ablesung auf Was-

Tabelle 5

Einwirkung von Aufsetzen und Abnahme der mehligen Pflaumenlaus *Hyalopterus pruni* Koch auf Zwetschenblätter. Zusammenfassung von Versuchen mit 20 Einzelblättern, in denen jeweils 10 Läuse je cm² Blattfläche aufgesetzt wurden. Registrierung der Schwankungen über 10 % des Wasserbilanzwertes zum Zwecke der statistischen Bearbeitung. Die Ablesungen erfolgten alle 15 Minuten

	Ablesungen mit unveränderten bzw. nicht über 10 % schwankenden Wasserbilanzwerten		Ablesungen mit Schwankungen der Wasserbilanz > 10 %		Gesamtzahl der Ablesungen	
	Aufnahme	Abgabe	Aufnahme	Abgabe	Aufnahme	Abgabe
Akklimatisierte Blätter vor Aufsetzen der Läuse	118	121	48	45	166	166
Nach 1. Aufsetzen der Läuse	106	105	104	103	210	208
Nach 1. Abnehmen der Läuse	84	80	88	93	172	173
Nach 2. Aufsetzen der Läuse	76	78	42	40	118	118
Nach 2. Abnehmen der Läuse	90	94	34	30	124	124

serverbrauch bzw. Wasserabgabe je 10 cm²/h umgerechnet worden. In Abhängigkeit von der Flächengröße (Flächen-Rand-Verhältnis) und anderen Faktoren sind die absoluten Werte zwischen den einzelnen Blättern verschieden. Daher wurden alle Schwankungen zwischen zwei Ablesungen in Prozenten der Gesamtbilanz, die mehr als 10 % der Gesamtbilanz betrugen, registriert. Wie aus der Tabelle ersichtlich ist, schwanken die Werte der Blätter auch vor dem Aufbringen der Läuse, bei langfristigeren Ablesezeiten ist dies weniger auffällig. Es ist jedoch möglich zu berechnen, inwieweit die nach dem Aufsetzen bzw. Abnehmen der Läuse registrierten Schwankungen der Wasserbilanzwerte tatsächlich auf die Läuse zurückgeführt werden können. Die Berechnung ergibt, daß die nach dem ersten Aufsetzen und nach dem ersten Abnehmen der Läuse über das normale Maß hinaus registrierten Bilanzschwankungen in eindeutiger Weise auf den Einfluß der Läuse zurückgeführt werden müssen; die Wahrscheinlichkeit, daß die Effekte auf Zufall beruhen ist $< 0{,}003$ %. In den vorliegenden Versuchen wurden aber mit 1–3stündigen Unterbrechungen bis zu sechsmal Läuse auf das gleiche Blatt aufgesetzt und wieder abgenommen. Bereits nach dem 2. Aufsetzen und 2. Abnehmen der Läuse können die Effekte nicht mehr von den normalen Schwankungen unbesetzter Blätter statistisch gesichert werden. Noch weniger ist dies nach dem 3.–6. Aufsetzen von Läusen der Fall. Dieses Ergebnis beweist, daß bereits besogene Blätter dann gegenüber dem Speichel einer Läuseart desensibilisiert sind, wenn sie innerhalb 2–3 Stunden wieder von der gleichen Art besiedelt werden. Längere Zwischenpausen wurden in unseren Versuchen nicht eingelegt. Das Auftreten derartiger Desensibilisierungseffekte, wie sie von Gäumann und Naef-Roth (1953) an Tomaten gegenüber pilzlichen Welketoxinen erstmals festgestellt wurden, hatte sich bereits bei den *Prunus padus* L. mit der Aphide *Rhopalosiphum padi* (L.) durchgeführten Versuchen erkennen lassen (Kloft, 1954). Eine rechnerische Auswer-

tung war jedoch damals wegen der zu geringen Versuchszahl nicht möglich. Eine Desensibilisierung gegenüber dem Aphidenspeichel kann wohl auch postuliert werden, da sonst dicht von Aphiden besetzte Pflanzenteile ständigen Schockwirkungen auf ihre Wasserbilanz unterworfen sein müßten. Wie wir nämlich an *Myzus ascalonicus* Donc. sehen konnten, wechselten in Siebröhren saugende Blattläuse durchschnittlich alle 2 Stunden ihre Saugstelle, was jedesmal mit Speichelausschüttungen verbunden ist.

Im Zusammenhang mit diesen Versuchen ist noch eine Reihe von Fragen zu bearbeiten wie z.B. Dauer der Desensibilisierung, Zusammenhänge zwischen Blattfläche und zur Erzielung eines entsprechenden Effektes notwendigen Läusezahlen, Übertragung der Desensibilisierungswirkung auf benachbarte, aber unbesogene Pflanzenteile, Artspezifität dieses Effektes. Hierzu wurden Versuche bereits durchgeführt, ihre zu geringe Zahl ermöglicht noch keine schlüssige Auswertung, ein Vorversuch sei erwähnt:

Einige 1955 durchgeführte Versuche mit Apfelblättern sollten die Frage klären, ob nach Desensibilisierung gegenüber der Aphide *Sappaphis mali* (Ferr.) die an den gleichen Wirt angepaßte Art *Doralis pomi* Deg. erneute Schockwirkungen in der Wasserbilanz des betr. Pflanzenteils verursacht. Es entstand dabei der Eindruck, als ob die Desensibilisierung sich nur auf die erste Art beziehe, da beim Aufsetzen der anderen Aphide erneute Schocks registriert werden konnten. Die Versuchszahl blieb aus Mangel an Aphiden beschränkt, eine statistische Bewertung ist daher leider nicht möglich.

Über den Mechanismus der in unseren Versuchen festgestellten Auswirkungen der Saugtätigkeit von Pflanzenläusen auf die Wasserbilanz besogener Pflanzenteile soll im Zusammenhang mit den in den folgenden zwei Kapiteln geschilderten Ergebnissen diskutiert werden.

2. Beeinflussung der Wasserpermeabilität von Pflanzenzellen durch pflanzensaugende Insekten

Interzellular anstechende Pflanzensauger werden nur dann ausreichend Nahrung aufnehmen können, wenn ihnen die Inhaltsstoffe der um die Stichstelle liegenden Zellen zugänglich sind. Vor allem bei Wanzen und Zikaden sollen die im Speichel nachgewiesenen Fermente Reservestoffe in den Wirtszellen mobilisieren. Duspiva (1952) bemerkt hierzu, daß jedoch lebende Zellen im allgemeinen Fermente am Eintritt ins Zellinnere hindern. Er vermutet, daß im Speichel der Rhynchoten Toxine vorhanden sind, die eine Permeabilitätserhöhung bzw. eine Cytolyse der Pflanzenzellen bewirken und so den Enzymen des Parasiten den Weg zum Substrat bahnen. Zur Überprüfung dieser Fragen erwies sich der Deplasmolysezeit-Test als geeignet, der den Nachweis von Veränderungen der Wasserpermeabilität lebender Zellen ermöglicht. Die ersten Versuche wurden mit Speichelverdünnungen der Feuerwanze durchgeführt.

Zur Anwendung gelangte der von Gäumann und Mitarbeitern zur Untersuchung von Permeabilitätsveränderungen durch Welketoxine benutzte *Spirogyratest*. Fräulein Dr. Bachmann, Zürich, danke ich für freundliche Einarbeitung. Einer gleichartig kultivierten Watte von *Spirogyra sp.* wird ein Büschel entnommen und auf Filterpapier kurz abgetrocknet. Die Fäden werden dann für 30 Min. in die zu prüfende Toxinlösung – in unserem Falle Speichelverdünnungen – eingelegt, anschließend 30 Min. in 0,8 molarer KNO_3-Lösung plasmolysiert. Aus dem Plasmolytikum werden wenige Fäden entnommen, wieder kurz abgetrocknet und in Hohlschliffobjektträger mit reinem Wasser übertragen. Die Deplasmolyse wird mikroskopisch kontrolliert, die erforderliche Zeit wird für möglichst viele Zellen notiert und der Mittelwert berechnet. Die Kontrollen wurden statt in Toxinlösungen in

Leitungswasser eingelegt. Es wird dann der Quotient zwischen dem Mittelwert der Deplasmolysezeit der Kontrollzellen (K) zu dem Zeitmittelwert der mit Toxin (T) behandelten Zellen gebildet. Während die Kontrollzeiten täglich schwanken – eine ständige Bestimmung ist daher erforderlich – ist die Quotient $\frac{K}{T}$ unter gleichartigen Versuchsbedingungen konstant und reproduzierbar. Folgende Schlüsse lassen sich aus dem Wert des Quotienten ziehen:

$\frac{K}{T} = 1$: keine Wirkung auf die Wasserpermeabilität

$\frac{K}{T} < 1$: Verringerung der Wasserpermeabilität

$\frac{K}{T} > 1$: Erhöhung der Wasserpermeabilität

Feuerwanzenspeichel steigert, wie unsere Versuche beweisen, die Wasserpermeabilität von *Spirogyrazellen*. Allerdings trifft dies nur für die stärkere der beiden ausgetesteten Konzentrationen zu. Aus Tab. 6 läßt sich der Quotient $\frac{K}{T}$ für die Verdünnung 1 : 10 mit 1,21 berechnen, für die weitere Verdünnung 1 : 20 ergibt sich der Wert 1,07. Diese letzte Zahl ist jedoch nicht signifikant, der Mittelwert der gemessenen Deplasmolysezeit (182,2 ± 3,75 sec) läßt sich nicht gegen den der Wasserkontrolle (195,8 ± 3,3 sec) sichern.

Tabelle 6

Deplasmolysezeit von *Spirogyra*-Zellen, die (mit Ausnahme der Wasserkontrolle) vor der Plasmolyse 30 Min. in Speichelverdünnungen der Feuerwanze eingelegt wurden

	N	M ± m	σ
Zellen in Wasser (Kontrolle)	172	195,8 ± 3,3 sec	25,0
Zellen in Speichel 1 : 10 verdünnt	245	161,7 ± 3,2 sec	22,3
Zellen in Speichel, 1 : 20 verdünnt	215	182,2 ± 3,75 sec	24,5

Da die präparatorische Gewinnung des benötigten Feuerwanzenspeichels sehr langwierig ist, wurden die Versuche nur in 3 Serien, deren eine in Tab. 6 wiedergegeben ist, durchgeführt. Der Quotient K für die zehnfache Verdünnung betrug in den beiden anderen Serien 1,25 bzw. 1,20.

Bei Aphiden ist die präparatorische Gewinnung von Speichel nicht möglich. Dagegen bot die von uns zur zellphysiologischen Untersuchung der Wirkung von Aphidenstichen entwickelte Methode (Kloft und Marek, 1955) die Möglichkeit, unter natürlichen Einstichbedingungen Auswirkungen auf die Wasserpermeabilität zu studieren. Nach dem Einstich in die innere Schuppenepidermis von *Allium cepa* L. wurde der Rüssel der für die Versuche eingesetzten Zwiebellaus mit einer Spezialschere abgeschnitten. Die Stichstelle blieb somit durch den in der Epidermis steckenden Rüssel markiert. Es kam darauf an, die Deplasmolysezeit innerhalb und außerhalb des Wirkungsbereiches des Speichels zu messen. Als Kontrolle wurden also Zellen des gleichen Epidermisabschnittes gewählt, die genügend weit von der Stichstelle entfernt waren. Die Untersuchungen ergaben, daß die unmittelbar der Stichstelle benachbarten Zellen eine verkürzte Deplasmolysezeit und

damit eine erhöhte Wasserpermeabilität gegenüber den außerhalb des Stichbereiches liegenden Kontrollzellen aufweisen (Marek und Kloft, 1956). Eine ausführliche Darstellung der Ergebnisse wird durch Marek erfolgen, der auch die Ausbreitung von radioaktiv markiertem Zwiebellaus-Speichel in der *Allium*-Epidermis autoradiographisch untersucht hat.

Die mit Wanzenspeichel und Zwiebellausstichen erzielten Ergebnisse beweisen somit gleichsinnig, daß pflanzensaugende Insekten die Permeabilität besogener Wirtsgewebe verändern können.

3. Die Wirkung einiger freier Aminosäuren auf Wasseraufnahme und Transpiration von Pflanzenteilen

Die papierchromatische Analyse des Speichels von Wanzen und der Zwiebellaus hatte ergeben, daß eine Reihe von freien Aminosäuren darin enthalten ist. Aus den umfangreichen Untersuchungen von Fitting (1930–1937) geht hervor, daß AS eine sehr starke Reizwirkung auf Pflanzenzellen ausüben. Es mußte daher daran gedacht werden, daß die beobachteten Störungen in der Wasserbilanz angestochener Pflanzenteile durch die mit Speichel injizierten freien AS verursacht werden. Die Wirkung der im Zwiebellausspeichel nachgewiesenen freien AS Glutaminsäure, Alanin und Glykokoll auf Wasseraufnahme und Transpiration von Blättern wurde überprüft, für die ebenfalls im Speichel vorhandene Asparaginsäure stehen Untersuchungen noch aus. Zusätzlich wurde Histidin ausgetestet, das nach Fitting schon in Konzentrationen unter 10^{-8} mol bei der Chemodinese, speziell bei der Auslösung der Plasmaströmung in Blättern von *Valisneria spiralis*, wirksam ist.

Die Untersuchungen wurden mit dem Kapillarpotetometer, in welches ausgewachsene Blätter von *Viola odorata* L. eingesetzt wurden, durchgeführt. Zunächst wurde die normale Rate der Wasseraufnahme und Transpiration langfristig registriert, dann wurde das Wasser im Potetometer nach der Methode von Gäumann gegen die zu testende Lösung – in unserem Falle AS-Lösungen – ausgetauscht.

Da die Anzahl der bisher durchgeführten Versuche für eine statistische Bearbeitung noch zu gering ist, wird an dieser Stelle auf die Wiedergabe von Zahlenwerten verzichtet. Alle genannten AS verursachen jedoch Störungen.

Das vorläufige Ergebnis dieser Untersuchungen spricht dafür, daß die Wasserbilanz von Pflanzenteilen durch den Stich von Pflanzenläusen stofflich beeinflußt wird. Welche Bedeutung die AS oder andere, bisher noch nicht analysierte Speichelinhaltsstoffe dabei haben, kann noch nicht übersehen werden.

4. Beziehungen zwischen Pflanzenlausbefall und osmotischem Wert der Wirtspflanzengewebe

Pflanzensaugende Insekten können einerseits Störungen im Wasserhaushalt besogener Gewebe verursachen, andererseits sind sie infolge der Mechanik ihrer Nahrungaufnahme von dem Turgordruck des angestochenen Gewebes abhängig. Nachdem der maximal erreichbare Turgordruck einer Zelle durch ihren osmotischen Wert bestimmt wird, war zu vermuten, daß Beziehungen zwischen Pflanzenlausbefall und osmotischem Wert der Wirtspflanzengewebe aufgedeckt werden können. Nach Priesner (1939) soll sinkender Turgor auf Grund der verminderten Gewebespannung gewissen Schildläusen, insbeson-

dere deren Junglarven, das Einstechen der sehr dünnen und langen Stechborsten erleichtern. Es bestand die Hoffnung, daß man bei Kenntnis der für bestimmte Pflanzenläuse optimalen Turgorverhältnisse die sog. „Läusekondition" von Pflanzen durch Messung des osmotischen Wertes der für die Nahrungsaufnahme in Frage kommenden Gewebe erfassen könne. Bei gewissen in Rinde brütenden Borkenkäfer- und Bockkäfer-Arten konnte nämlich die sog. „Brutbaumkondition" durch Messung des osmotischen Wertes der Rindenzellen ermittelt werden (Kraemer, 1949, 1953; Merker, 1950; Gorius, 1955). Ein Versuch zur Festlegung der Disposition von Weißtannen gegenüber Befall durch Stammläuse der Gattung *Dreyfusia* CB. wurde von Gorius (1954) unternommen. Es ergab sich jedoch kein signifikanter Unterschied zwischen den Mittelwerten des osmotischen Wertes befallener und unbefallener Bäume. Dagegen steht nach Sokolov (1952) die Stärke des Befalls eines Apfelbaumes durch *Aphis pomi* Deg. im umgekehrten Verhältnis zur Höhe des osmotischen Wertes der Blätter. Junge Blätter der Zweigenden und der Krone mit niederem osmotischen Wert werden stärker befallen als älteres Laub mit höheren osmotischen Werten.

Unabhängig von Sokolov sind wir zu gleichartigen Ergebnissen gekommen; unsere Messungen wurden zufälligerweise ebenfalls an Apfelzweigen, die von *Aphis* = *Doralis pomi* Deg. befallen waren, gewonnen (Tab. 7).

Tabelle 7

Bestimmungen des osmotischen Wertes von jeweils vergleichbaren Apfelbaumtrieben mit und ohne Befall durch *Doralis pomi* Deg.

Datum	Probe-Nr.	Art des für die Bestimmung benutzten Gewebes	Befallsbild	Gefrierpunkterniedrigung in ° C (Mittelwert aus 5 Bestimmungen)	osmot. Wert in Atm. (nach Walter, 1939)
12. 8. 52	1a	6 Laubblätter eines neuen Langtriebes	Gesamtbefall d. Blätter mit ca. 400 D. pomi	1,64	19,7
12. 8. 52	1b	wie Probe 1a, gleichwertiger Nachbartrieb	unbefallen	1,85	22,2
13. 8. 52	1c	4 Laubblätter eines bereits verholzten Langtriebes	Gesamtbefall d. Blätter mit ca. 200 D. pomi	1,77	21,3
13. 8. 52	1d	wie Probe 1c, gleichwertiger Nachbartrieb	unbefallen	2,01	24,2
16. 8. 52	2a	6 Laubblätter u. Spitze eines Langtriebes	Gesamtbefall d. Blätter mit ca. 250 D. pomi	1,48	17,8
16. 8. 52	2b	wie Probe 2a, gleichwertiger Nachbartrieb	unbefallen	1,58	19,0
16. 8. 52	3a	5 Laubblätter u. Spitze eines Langtriebes	Gesamtbefall d. Blätter mit ca. 150 D. pomi	1,76	21,1
16. 8. 52	3b	wie Probe 3a, gleichwertiger Nachbartrieb	unbefallen	1,84	22,1

Verwendet wurde die kryoskopische Methode[9] nach WALTER (1931). Da diese Methode ungefähr 1,5 ml Preßsaft benötigt, ist sie für feinere Untersuchungen der Zusammenhänge zwischen Pflanzenläusen und ihrem Saugbereich in der Wirtspflanze nur wenig geeignet. Dennoch wurden einige der ermittelten Werte, wenngleich wegen ihrer geringen Zahl, mit Vorbehalt mitgeteilt. Die Tab. 7 läßt erkennen, daß bei 3 verschiedenen Apfelbäumen, immer jeweils der befallene Trieb unabhängig von seiner absoluten Größe, einen um 1–3 Atm. geringeren osmotischen Wert hat, als der unbefallene und völlig gleichwertige Vergleichstrieb.

5. Spätwirkungen der Saugtätigkeit von Pflanzenläusen auf die Transpiration vorher besogener Blätter

Wie bereits in der Einleitung dargelegt wurde, verlassen zahlreiche Aphiden-Arten nach Abschluß der frühjahrlichen bzw. frühsommerlichen Wachstumsperiode ihren Hauptwirt und wandern auf Sommerwirte über. Sie haben bis dahin durch ihre Saugtätigkeit vielfach äußerlich in Form von Verkrümmungen, Kräuselwuchs und allgemeiner Wachstumshemmung der Blätter und Triebe äußerlich erkennbaren Schaden auf dem Hauptwirt verursacht. Ein relativ großer Anteil der Blätter kann davon betroffen sein, was gegenüber normalen Blättern zu einer Änderung des Flächen-Rand-Verhältnisses führt. Die Transpiration ist aber in hohem Maße vom Verhältnis des Flächeninhaltes zum Rand, an dem infolge der Randfeldaktivität die Verdunstungsvorgänge besonders intensiv verlaufen, abhängig. Wir folgerten daher, daß infolge der durch die Läusetätigkeit veränderten Wachstumsrelationen die Transpiration der betroffenen Blätter auch *nach* dem Verschwinden der Läuse verändert sein könnte und führten zur Klärung dieser Annahme Messungen durch.

Von Wichtigkeit ist das Verhältnis $\frac{\text{Blattfläche}}{\text{Blattrandlänge}}$ $\left(\frac{\text{Bl. Fl.}}{\text{Bl. R.}}\right)$, je größer dieses ist, desto geringer ist die auf eine Flächeneinheit bezogene Verdunstung (PAECH-SIMONIS, 1954; SCHUSTER und GEISSLER, 1954). Die Verschiebung dieser Relation in Abhängigkeit von der Blattverkräuselung zeigt die nachfolgende Tab. 8, der die Vermessung des Verhältnisses $\frac{\text{Bl. Fl.}}{\text{Bl. R.}}$ bei einem stark durch *Hyalopterus pruni* Koch geschädigten Zweig von *Prunus domestica* L. zugrunde liegt.

Tabelle 8

Verhältnis Blattfläche/Blattrand bei einem durch Aphiden geschädigten Zweig von *Prunus domestica* L. Messung am 1. 9. 54.

	Fläche cm^2	Randlänge cm	$\frac{\text{Bl. Fl.}}{\text{Bl. R.}}$
stark gekräuselte Blätter	54	60	0,9
ungekräuselte bzw. kaum gekräuselte Blätter	206	60	3,4
Gesamtblätter	260	120	2,2

[9] Für die freundliche Überlassung der 200 Atü-Presse mit Preßgefäß und Mikrokryoskop nach Drucker-Burian danke ich Herrn Professor BURGEFF, damals Direktor des Botanischen Instituts der Universität Würzburg, aufrichtigst.

Tabelle 9

Transpirationswerte von gleichaltrigen, verschieden stark durch Aphiden geschädigten Zweigen von Zwetsche (Nr. 1—3) bzw. Apfel (Nr. I—III). Die Transpirationsrate wurde als Mittelwert aus 17 Messungen während 20 Stunden ermittelt (11./12. 8. 54)

Zweig Nr.	Anzahl der Blätter normal	leicht gekräuselt	stark gekräuselt	Fläche cm^2	Randlänge cm	Bl. Fl. / Bl. R.	Tranpiration ml/h je 50 cm^2
1	9	5	–	152	167,5	0,97	0,074
2	–	9	18	152	262,5	0,58	0,104
3	9	2	8	109	175	0,62	0,076
I	12	–	–	274	212	1,293	0,228
II	6	–	9	68	191	0,356	0,337
III	4	6	2	145	193	0,752	0,280

Aus der Tab. 9 geht hervor, daß tatsächlich in der Mehrzahl der beobachteten Fälle mit dem Kleinerwerden des Verhältnisses $\frac{\text{Bl. Fl.}}{\text{Bl. R.}}$ die Transpirationsrate steigt. Lediglich für Zweig Nr. 3 gilt dies nicht. Die Erklärung dürfte darin liegen, daß hier die meisten Blätter nach unten eingerollt waren und dadurch der für die Transpiration so entscheidend wichtige Luftwechsel verringert war. Gerade die Blattunterseite vermittelt ja durch die Stomata den Hauptanteil der Transpiration, und es ist daher einleuchtend, daß durch die Einrollung der geschädigten Blätter die ungünstige Veränderung des Flächen-Rand-Verhältnisses wieder kompensiert wird. Da sich auch der Gasstoffwechsel im wesentlichen über die Stomata abspielt, muß ebenfalls mit der Möglichkeit einer Spätwirkung früherer Läusetätigkeit vor allem auf die Assimilation geschädigter Blätter gerechnet werden. Untersuchungen hierüber fehlen noch völlig, auch die Messungen über die Transpirationsrate geschädigter Blätter haben nur orientierenden Wert. Sie zeigen aber doch schon deutlich, daß eine nur während eines Teiles der Vegetationsperiode von Aphiden besiedelte Pflanze auch *nach* deren Verschwinden noch weiterhin physiologisch gestört sein kann.

VI. Einwirkung von Pflanzenläusen auf den Stoffwechsel von Pflanzengeweben

Die Infektion mit parasitischen Pilzen, wie Rostpilzen und Mehltau, führt bereits in frühen Krankheitsstadien zu Respirationssteigerungen und fallender Photosyntheseleistung der Wirtspflanzengewebe (GÄUMANN,1951; ALLEN, 1954). Es mußte damit gerechnet werden, daß auch durch die Stich- bzw. Saugtätigkeit von pflanzensaugenden Insekten Veränderungen der Stoffwechselleistung des betroffenen Pflanzengewebes eintreten. Untersuchungen zu dieser Frage fehlten bisher völlig und wurden daher mit verschiedenen Verfahren in Angriff genommen.

1. Manometrische Bestimmungen der Atmung besogener Gewebe

Zunächst wurde die Respiration von Veilchenblättern bestimmt, auf denen Zwiebelläuse gesaugt hatten. Zur Anwendung gelangte wieder die bereits be-

schriebene Blatthälftenmethode. Unter einem Klemmkäfig (vgl. Abb. 2) wurden 20 Virgines für 24 Stunden auf einer Blatthälfte angesetzt, der Käfig der gegenüberliegenden Hälfte blieb unbesetzt. Die Dunkelrespiration wurde dann bei beiden Blatthälften bestimmt.

Zur Anwendung gelangte die Methode von NAEF-ROTH & REUSSER (1954). Die ausgeschnittenen Blattstückchen wurden im Vakuum mit Leitungswasser infiltriert und nach äußerlichem Abtrocknen in die Warburg-Tröge eingewogen. Ein Zerschnitzeln der Blattstücke war unnötig, da durch die dünnen Blätter die Grenzschichtdicke nicht überschritten wurde, wie Vorversuche ergaben. Die Suspendierung in Pufferlösung (pH = 5,2) behinderte den Gasaustausch der Gewebe nicht, denn Vergleichsversuche, bei denen die Blattstückchen in ähnlicher Weise auf feuchtem Filterpapier lagen, wie dies ZIEGLER (1956) beschreibt, ergaben den gleichen Atmungsbetrag. Nach den Empfehlungen von NAEF-ROTH & REUSSER wurden die Versuche bei 35° C im Dunkeln durchgeführt. In gleichartiger Weise wurde auch der O_2-Verbrauch von Rindenschnitten gemessen. Die Schnitte wurden mit dem Holzschnittmikrotom hergestellt, eine Dicke von 110–120 μ erwies sich als günstig.

Die jeweils von durchschnittlich 12 Läusen besogenen Blattstückchen hatten durchweg einen höheren O_2-Verbrauch als die unbesogene Blatthälfte. Die Werte lagen bei den einzelnen Blättern sehr nahe beieinander und wurden in Tab. 10 gemeinsam ausgewertet.

Tabelle 10

Vergleich des O_2-Verbrauchs von Veilchenblattstücken, die von *Myzus ascalonicus* Donc. 24 h lang besogen waren, mit dem O_2-Verbrauch der unbesogenen Blatthälfte

	N	O_2-Verbrauch in mm³/h pro 100 mg M ± m	σ
besogene Blatthälfte	18	52,3 ± 0,39	1,65
unbesogene Blatthälfte	17	47,7 ± 0,40	1,67

Die Werte sind sehr gut gegeneinander gesichert ($P < 0{,}001$). Nach PIRSON, KROLLPFEIFFER und SCHAEFER (1953) ist aber die manometrische Technik bei den hier vorliegenden Verhältnissen mit einem Gesamtfehler von 2% belastet. Dabei wird der ungünstigste Fall vorausgesetzt, daß sich alle Teilfehler in einer Richtung addieren. Nehmen wir nun den ungünstigsten Fall an, daß nämlich durch diesen Gesamtfehler der Mittelwert der besogenen Blatthälften um 2% verkleinert, der der besogenen Blattstückchen dagegen um 2% vergrößert wird, dann ist die Differenz der beiden Mittelwerte immer noch sehr signifikant ($P < 0{,}001$). Es ist somit bewiesen, daß 24stündige Saugtätigkeit von Zwiebelläusen den respiratorischen O_2-Verbrauch (Dunkelatmung) von Veilchenblättern steigert. Die Steigerung beträgt rund 8–10% des Normalwertes.

Weitere Versuche zur Überprüfung eines eventuellen Einflusses von Phloemsaugern auf den Stoffwechsel der Wirtspflanze wurden mit Rindenläusen (Lachniden) durchgeführt. Gemessen wurden jeweils von Rindenläusen besogene Rindenpartien im Vergleich zu dicht benachbarten unbefallenen, aber völlig gleichartigen und gleichaltrigen Gewebeabschnitten. Weder bei *Cinaria nuda* Mordv.[10] an Kiefer, noch bei *Cinaropsis piceicola* Cholodk.[10] an Fichte ließ sich eine signifikante Atmungssteigerung besogener gegenüber unbesogenen Gewebepartien finden. Der Befund ist deswegen wichtig, weil diese Koniferenlachniden als Honigtauerzeuger von der Roten

[10] Herrn Prof. Dr. F. P. MÜLLER, Rostock, danke ich für die freundliche Nachbestimmung.

Tabelle 11

Beeinflussung des respiratorischen Sauerstoffverbrauchs von Rindenschnitten verschiedener Obstbäume mit Befall durch einige Schildlausarten.
Angegeben ist jeweils der O_2-Verbrauch pro Stunde von 100 mg frischem Rindengewebe

t = t-Wert der Differenz zwischen den Mittelwerten des O_2-Verbrauchs der befallenen gegenüber den unbefallenen Proben
n = Anzahl der Freiheitsgrade

Baum Nr.	Datum	Baumart	Rindenbefall durch Art	Stadium	unbef. Rinde (Kontrolle) O_2-Verbrauch $mm^3/h/100$ mg (Mittelwert)	schwach befallene Rinde O_2-Verbrauch $mm^3/h/100$ mg (Mittelwert)	t	n	stark befallene Rinde O_2-Verbrauch $mm^3/h/100$ mg (Mittelwert)	t	n
1	10. 11. 1955	Birnbaum	*Quadraspidiotus pyri* Licht.	L_2	21,10	63,10	18,40	4	77,6	24,9	4
2	21. 10. 1955	Apfelbaum	*Qu. perniciosus* Comst.	♀, L_1	13,50	22,20	8,74	5	–	–	–
3	21. 10. 1955	Apfelbaum	*Qu. perniciosus* Comst.	♀, L_1	17,10	–	–	–	35,95	9,64	4
4	19. 12. 1955	Apfelbaum	*Qu. perniciosus* Comst.	L_1	79,43	84,40	14,15	4	43,98	10,0	7
5	20. 12. 1955	Apfelbaum	*Qu. pyri* Licht. + *Qu. schneideri* Bachm.	L_2 ♀	59,90	68,40	6,95	3	122,60	16,6	4
6	20. 12. 1955	Apfelbaum	*Qu. pyri* Licht.	L_2	50,10	–	–	–	78,10	13,5	2
7	23. 1. 1956	Zwetsche	*Eulecanium corni* Bché.	L_2	43,63	49,96	1,34	4	–	–	–

Waldameise gepflegt werden. Die Tatsache, daß sie als Siebröhrensauger den Stoffwechsel der besogenen Rinde nicht steigern, bestätigt erneut, daß sie sich auf die Bäume nicht schädlich auswirken (Gösswald, 1942, 1951; Kloft, 1951). Dagegen wurde im Bereich frischer Saugstellen von *Schizodryobius pallipes* Htg. (= *Lachnus exsiccator* Altum) eine Erhöhung des O_2-Verbrauches um 20–30% gemessen. Die Art gilt als Primärerreger des sog. Buchenkrebses, im Stichbereich kommt es zu Kambiumwucherungen mit nachfolgendem Sprengen der Rinde. Die Stoffwechselsteigerung im Saugbereich dieser Rindenlaus dürfte evtl. mit der Gallenbildung im Zusammenhang stehen. Da jedoch häufig der Buchenkrebspilz *Nectria ditissima* Tul. gleichzeitig auftritt, muß in weiteren Untersuchungen noch die Frage geklärt werden, ob die Stoffwechselsteigerung nicht in erster Linie auf den Pilz selbst zurückzuführen ist.

Die teilweise ganz beträchtliche Atmungssteigerung von Rindengewebe[11] durch im Rin-

[11] Für freundliche Zusendung des Untersuchungsmaterials danke ich Herrn Dr. W. Philipp, Heidelberg.

dengewebe saugende Cocciden läßt sich aus Tabelle 11 erkennen. Bei einem untersuchten Baum (Nr. 4) hat Rinde mit starkem San-José-Schildlaus-Befall einen niedrigeren O_2-Verbrauch als normale Rinde, während schwacher Befall die Atmung steigert. Es ist daran zu denken, daß hier die Rinde bereits stark geschädigt ist und deswegen in ihrer Reaktionsfähigkeit nachläßt. Ganz besonders bemerkenswert ist die Stoffwechselsteigerung von Geweben während einer Zeit, zu der diese sich in Winterruhe befinden sollten (Bäume Nr. 4–6). Dieser Befund fordert zu einem Vergleich mit solchen Geweben heraus, die durch Befall mit pilzlichen Parasiten in ihrer Winterruhe gestört sind (Gäumann, 1951). Die Atmungssteigerung durch die Zwetschennapfschildlaus *Eulecanium corni* Bché., einen Phloemsauger, ist nicht signifikant. Sowohl hier wie auch bei den anderen Coccidenarten müssen Untersuchungen zu anderen Jahreszeiten noch durchgeführt werden.

Bei parenchymsaugenden Pflanzenläusen ist regelmäßig eine Steigerung des respiratorischen O_2-Verbrauches der befallenen Gewebe festzustellen, und zwar sowohl bei Aphiden wie auch bei Cocciden. Sehr eingehend wurde auch der Einfluß der Chermesiden *Dreyfusia piceae* Ratz. und *D. nüsslini* CB. auf den Stoffwechsel der Weißtannenrinde untersucht. Die Ergebnisse werden im Zusammenhang mit weiteren Untersuchungen an der Tannenrinde in Kap. VIII dargestellt.

2. Experimentelle Untersuchungen über die Beeinflussung der Atmung und Photosynthese intakter Pflanzenteile durch Blattläuse

Während die manometrische Technik lediglich die Erfassung einer Zeitphase des Stoffwechsels besogener Gewebe ermöglicht, erwies sich das Experimentieren mit dem in den Laboratorien für Betriebsüberwachung der Badischen Anilin- und Sodafabriken entwickelten Ultrarot-Absorptionsschreiber (URAS) als besonders vorteilhaft für Untersuchungen über die Einwirkung des Saugens von Pflanzenläusen auf die Atmung und Photosynthese von Pflanzenteilen (Kloft, 1956). Der URAS ist durch die Untersuchungen von Egle (1949, 1951) und Huber (1950, 1952) in die pflanzenphysiologische Forschung eingeführt worden, das Meßprinzip wurde dort hinreichend beschrieben. Der Hauptvorteil für unsere Fragestellung lag darin, daß unversehrte Pflanzenteile in ihrem Normalstoffwechsel kontrolliert und dann mehrmals mit Läusen besetzt werden konnten.

Die Apparatur ermöglicht die fortlaufende Registrierung von Konzentrationsschwankungen der CO_2, wie sie bei Atmung und Assimilation auftreten. In der atmosphärischen Luft absorbiert außer CO_2 auch der Wasserdampf im Ultraroten. Es ist daher erforderlich, die Luft vor Eintritt in das Analysenrohr des URAS in einer Vorlage zu trocknen. Hierzu erwies sich sowohl Silikagel (Regeneration bei 200° C) als auch konzentrierte H_2SO_4 als geeignet, letztere erlaubte an Hand der Luftblasen eine Kontrolle der Strömungsgeschwindigkeit im geschlossenen Versuchskreislauf (Abb. 13). Der zu untersuchende Pflanzenteil befindet sich – in Wasser stehend – in einem runden Glasgefäß. Von oben wird die Luft eingeleitet, streicht an dem Blatt vorbei und verläßt das Rohr durch den unten seitlich angebrachten Stutzen. Nach Passieren der Trockenvorlage tritt das Gas in die Analysenkammer des URAS unten ein und geht oben nach außen über eine regulierbare Membranpumpe zum Versuchsgefäß zurück. Auf ein Wiederbefeuchten der Luft vor

Einströmen in das Versuchsgefäß, wie es Egle (1951) empfiehlt, wurde verzichtet, nachdem Vorversuche erwiesen hatten, daß die verwendeten Pflanzen (Schnittlauch und Veilchen) auch in trockener Luft (5–6 % rel. Feuchte) gleichartig reagierten. Auch die Läuse wurden durch die große Lufttrockenheit nicht beeinträchtigt, sie befinden sich ja in der durch die pflanzliche Transpiration ohnehin wasserdampfreichen Luftschicht dicht über der Blattoberfläche. Zudem können Aphiden durch ihre mit einem Übermaß an Wasser ständig aufgenommene flüssige Nahrung auch hohe Verdunstungsraten ohne Wasserdefizit lange Zeit ertragen, und aus vielen Untersuchungen geht hervor, daß trockenwarmes Wetter den Massenwechsel von Blattläusen begünstigt.

Die Durchführung der Versuche mit dem URAS war im Forstbotanischen Institut der Universität München und im Max-Planck-Institut für Biophysik, Frankfurt/Main, möglich. In beiden Instituten standen mir gleichartige Geräte zur Verfügung, die noch in den Werkstätten der B.A.S.F. gebaut worden waren. Den Herren Professoren B. Huber und B. Rajewsky möchte ich auch hier aufrichtig dafür danken, daß sie mir ihre kostbaren Geräte für die Dauer der Versuche ganz überlassen haben.

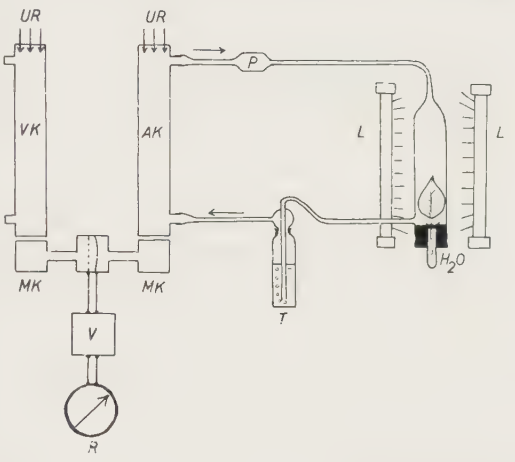


Abb. 13. Ultrarotabsorptionsschreiber mit Versuchsanordnung im geschlossenen Kreislauf. Die horizontalen Pfeile geben die Richtung des Luftstromes an. AK = Analysenkammer; L = Leuchtstoffröhren, über elektr. Zeituhr geschaltet; MK = Meßkammer; P = Membranpumpe; R = Registrierinstrument (mit Hartmann & Braun-Punktschreiber); T = Trockenvorlage mit Silikagel oder konz. Schwefelsäure; UR = Ultrarotstrahlung; V = Verstärker; VK = Vergleichskammer

Wie der in Abb. 14 wiedergegebene Registrierstreifen[12] eines typischen Versuches zeigt, nimmt im Dunkeln, wenn also die Pflanze nur atmet, die CO_2-Konzentration im Kreislauf kontinuierlich zu, beim Einschalten des Lichtes erfolgt ein ganz scharfer Knick nach links, die CO_2-Konzentration sinkt gleichmäßig ab. Der dabei in Erscheinung tretende CO_2-Verbrauch ist nicht der wirklichen Assimilation gleichzusetzen, sondern gibt nur den Unterschied zwischen assimilierter und veratmeter Kohlensäure wieder. Inwieweit die Kurven der wirklichen Assimilation (Brutto-Assimilation) in ihrem Verlauf mit der Überschußkurve (Netto-Assimilation) übereinstimmen und inwieweit die Atmung den Verlauf der bei Assimilationsuntersuchungen meist angegebenen Netto-Assimilationskurve mitbestimmt, ist nach Polster (1950) noch wenig untersucht. In unserem Falle ist die Netto-Assimilationskurve sehr gut geeignet, Aussagen über die Beeinflussung der Assimilation durch Pflanzenläuse zu erlauben.

Zunächst wurde mehrere Stunden lang bei einstündigem Beleuchtungswechsel die normale Atmungs- und Assimilationskurve erfaßt, zugleich war damit eine Anpassung der Pflanze an die Versuchsbedingungen verbunden. Das

[12] Die Eichung erfolgte mit 3 Eichgasen der B.A.S.F.

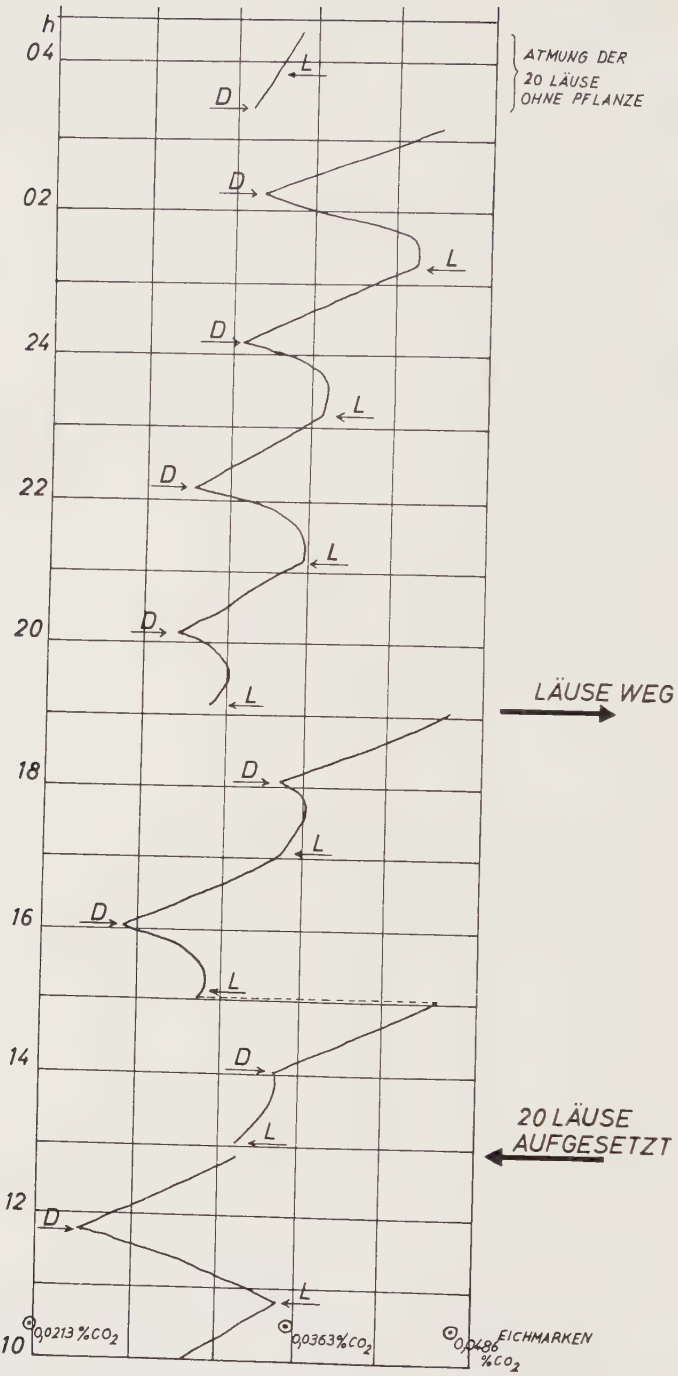


Abb. 14. Reproduktion eines Registrierstreifens aus einem typischen URAS-Versuch. Es wird die Einwirkung des Anstiches von 20 Zwiebelläusen auf Assimilation und Dunkelatmung eines Schnittlauchhalms von 0,615 g Frischgewicht gemessen. L ← = Einschalten der Leuchtstoffröhren mit 5500 Lux; D → = Ausschalten der Beleuchtung

Versuchsgefäß wurde dann kurzfristig geöffnet und die vorgesehene Anzahl von Läusen mit einem feinen Pinsel direkt auf das Blatt übertragen. Nach etwa 5–10 Minuten konnte im geschlossenen Kreislauf weiter registriert werden. Der Registrierstreifen zeigt nach dem Aufsetzen der sofort anstechenden Läuse (vgl. allg. Methodik) bei eingeschaltetem Licht keinerlei Abnahme der CO_2-Konzentration, erst nach etwa 50 Minuten beginnt die CO_2-Abnahme der CO_2-Abgabe die Waage zu halten, um dann sogar zu überwiegen. Es muß jedoch berücksichtigt werden, daß in unserem geschlossenen System auch die eingebrachten 20 Aphiden Atmungskohlensäure ausscheiden, die sich auf den Kurvenverlauf mit auswirkt. Die Eigenatmung der 20 Aphiden wurde am Ende des Versuches im gleichen System – ohne Pflanze – gemessen und kann daher als Korrektur von der CO_2-Bilanz des Blattes abgezogen (Lichtversuch) bzw. hinzugezählt (Dunkelversuch) werden[13]. Dies ist in dem Säulendiagramm Abb. 15 geschehen, dessen Werte nach dem in Abb. 14 dargestellten Versuch berechnet wurden. Danach ist die Assimilation in der ersten Stunde nach dem Aufsetzen der Aphiden – *Myzus ascalonicus* Donc. auf Schnittlauch – bis auf etwa 2% des Normalwertes gedrosselt. In der 3. Stunde beträgt die Netto-Assimilation rund 60 % des Normalwertes, um in der 5. Stunde wieder stark abzufallen. Wie beobachtet werden konnte, hatte während der 4. Stunde im Dunkeln eine Reihe von Läusen die Stichstelle verlassen und von neuem angestochen. Wie die Versuche mit ^{32}P markierten Läusen bewiesen haben, erfolgt beim Ziehen der Stechborsten und Wiedereinstich jeweils eine Speichelinjektion, die sicher im vorliegenden Falle die erneute starke Hemmung hervorgerufen hat.

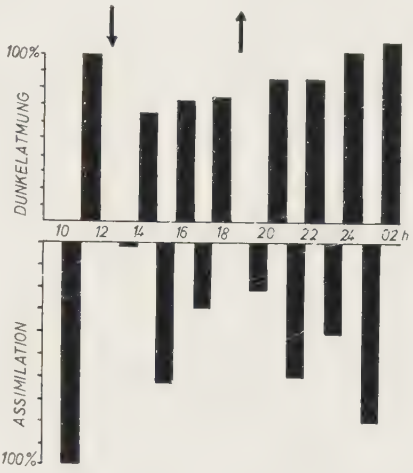


Abb. 15. Einwirkung des Anstiches von 20 Zwiebelläusen auf Assimilation und Dunkelatmung eines Schnittlauchhalms von 0,615 g Frischgewicht. URAS-Versuch, geschlossener Kreislauf von 0,5 Liter Volumen. Temp. 22 bis 23,5° C. Nach oben ist jeweils die Zunahme der CO_2-Konzentration im Dunkeln (= Atmung) angegeben. Dabei ist die normale Atmung (gemessen vor Aufsetzen der Läuse) gleich 100% gesetzt. Nach unten ist die Abnahme der CO_2-Konzentration bei Beleuchtung mit 5500 Lux (= Nettoassimilation) aufgetragen. Normalassimilation gleich 100% gesetzt. Normalatmung und Normalassimilation sind im richtigen Verhältnis zueinander aufgetragen. Bei ↓ 20 Läuse aufgesetzt, bei ↑ Läuse abgenommen. Die Eigenatmung der Läuse ist bereits als Korrektur hinzugezählt bzw. abgezogen. Beleuchtungswechsel jeweils einstündig

[13] Es muß damit gerechnet werden, daß hierbei ein Fehler unterläuft, der sich nicht ausschalten läßt: Die Atmung der Läuse wurde zwar an ruhig sitzenden, jedoch nicht an einer Pflanze saugenden Läusen gemessen. Es ist möglich, daß saugende Tiere einen anderen Sauerstoffverbrauch aufweisen. Bei einem Versuch, dies zu erfassen, wird jedoch immer die Atmung des Blattes, die durch den Einstich selbst auch verändert wird, stören. Es ist wohl auch nicht möglich, die Eigenatmung eines Pflanzenteils durch Stoffwechselgifte zu hemmen, ohne gleichzeitig auch die saugenden Läuse zu beeinträchtigen. Daß der Fehler nur gering sein kann, dürfte aus dem prinzipiell gleichartigen Verlauf des Blattstoffwechsels nach Entfernung der Läuse aus dem System hervorgehen.

Sehr deutlich zeigt sich auch eine Hemmung der Atmung, die 65–75 % des Normalwertes beträgt.

6 Stunden nach dem Aufsetzen der Läuse wurde das System wieder kurz geöffnet und die 20 Tiere wurden mit dem Pinsel abgestreift. Der jetzt folgende Kurvenabschnitt ist besonders aufschlußreich, da nach Entfernung der Läuse aus dem System diese mit ihrer Eigenatmung den Kurvenverlauf nicht mehr stören. Die Assimilation ist erneut stärker gehemmt, um nach 7 Stunden wieder einen recht guten Wert (80 %) zu erreichen. Die Kurvencharakteristik in Abb. 14 zeigt, daß die sich jeweils am Anfang der Lichtperiode zeigende Assimilationshemmung immer rascher überwunden wird. Die Kurve der 7. Stunde zeigt bereits 20 Minuten nach dem Einschalten des Lichtes eine der Normalkurve entsprechende Neigung. Dieses allmähliche Auspendeln der Assimilationskurve deutet auf einen allmählich unwirksam werdenden Hemmstoff hin. Es handelt sich dabei wohl hauptsächlich um eine direkte oder indirekte Wirkung des beim Ziehen der Stechborsten abgegebenen Speichels. Besonders auffällig ist die Erscheinung, daß sich die Hemmung nach jeder Dunkelphase erneut stärker auswirkt, um mit zunehmender Belichtungsdauer zu verschwinden.

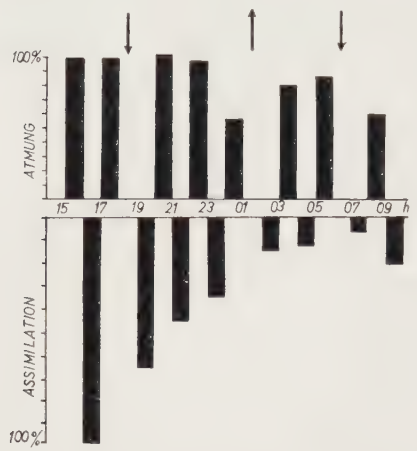


Abb. 16. Einwirkung eines zweimaligen Anstiches von je 20 Zwiebelläusen auf Assimilation und Dunkelatmung eines Veilchenblattes von 0,518 g Frischgewicht. URAS-Versuch, geschlossener Kreislauf von 0,5 Liter Volumen, 23-24° C, 800 Lux Beleuchtung. Weitere Angaben vgl. Unterschrift zu Abb. 15

Die zunächst ebenfalls beeinträchtigte Blattatmung erreicht früher als die Assimilation wieder Normalwerte, besonders auffällig ist (Abb. 15), daß in der 6. und 8. Stunde nach Entfernen der Läuse die Atmung der Pflanze den Normalwert um rund 10 % übersteigt. Dies stimmt mit den Warburg-Versuchen überein, bei denen wir nach 24stündiger Saugtätigkeit von *M. ascalonicus* eine 10–12%ige Respirationssteigerung der besogenen Partien messen konnten.

Fünf mit Schnittlauch und *M. ascalonicus* Donc. bei 5500 Lux Belichtung durchgeführte Serien verliefen im Prinzip völlig gleichartig. Abb. 16 zeigt noch einen Versuch mit einem Veilchenblatt bei 800 Lux. Die Hemmung von Atmung und Assimilation vergrößert sich langsam – das Anstechen könnte anfänglich verzögert gewesen sein[14] – es zeigt sich jedoch auch hier eine klare Schockwirkung auf Assimilation und Atmung beim Entfernen und auch beim zweiten Aufsetzen der Aphiden *(Myzus ascalonicus).* 6 weitere mit

[14] Veilchenblätter werden von *Myzus ascalonicus* Donc. nicht so gerne angenommen wie Schnittlauch. Es kommt daher hier häufiger vor, daß die Tiere erst einige Zeit umherwandern, ehe sie einstechen. Das Arbeiten mit Einzeltieren würde es ermöglichen, den Zeitpunkt des Einstiches genau zu erfassen. Dem steht jedoch entgegen, daß die durch die Saugtätigkeit einer Laus verursachten Effekte vermutlich so gering sind, daß die Grenze der Meßgenauigkeit des URAS erreicht würde. Aus diesem Grunde wurde mit jeweils 20 Läusen, was einem nur schwachen Befall gleichkommt, experimentiert.

Veilchenblätter durchgeführte Versuche verliefen ebenfalls prinzipiell gleichartig.

Die mit dem URAS ermittelten Ergebnisse sind eine wesentliche Erweiterung der Warburg-Versuche, da sie einen differenzierten Einblick in die Atmung und Assimilation betreffenden Wechselwirkungen zwischen Pflanzenläusen und ihrem Wirtsgewebe ermöglichen.

3. Stoffwechselbeeinflussung von Pflanzengeweben durch einige im Speichel nachgewiesene Aminosäuren

Die vorstehend dargestellten Versuchsergebnisse beweisen, daß durch Pflanzenläuse die Respiration besogener Gewebe gesteigert, die Assimilationsleistung dagegen gehemmt wird. Die mit dem URAS durchgeführten Experimente weisen dabei auf enge Zusammenhänge zwischen Speichelausschüttung und Stoffwechselstörungen hin.

Zunächst wurden Untersuchungen darüber durchgeführt, ob Feuerwanzenspeichel Einfluß auf den Stoffwechsel von Blattschnitzeln besitzt. Verwendet wurden hierbei Tomaten- und Baumwollblätter. Der in Verdünnungen von 1 : 5, 1 : 10 und 1 : 20 aus dem Ansatz der Reaktionsgefäße zugekippte Speichel zeigte jedoch keinerlei Wirkung auf die Atmung von Blattgewebe. Er bewirkte jedoch (1 : 5 verdünnt) eine Atmungshemmung von Bäckerhefesuspensionen (2%), ließ dagegen die Gärung der Hefe unbeeinflußt.

Aphidenspeichel ließ sich, wie bereits wiederholt erwähnt, nicht direkt gewinnen. Nachdem die Analyse des Speichels der für die Stoffwechselversuche besonders verwendeten Zwiebellaus das Vorkommen einiger freier Aminosäuren ergeben hatte, lag es nahe, den Einfluß von reinen Lösungen dieser AS auf den Stoffwechsel von Pflanzen zu prüfen. Als Testorganismus diente eine Alge, *Rhizoclonium profundum* Brand[15] *(Chlorophyceae, Siphonocladiales).* Watten dieser Art ließen sich leicht kultivieren und für die Versuche abwiegen. Sowohl die Bestimmungen der Dunkelatmung wie auch die Assimilationsmessungen wurden bei 25° C durchgeführt. Die Ergebnisse sind in den beiden Tabellen 12 und 13 dargestellt. Angegeben ist jeweils der Wert vor der Zugabe der Aminosäurelösungen, die nach 1,5–2 Stunden aus dem Ansatz zugekippt wurden. Die Konzentrationsangabe 10^{-3} mol bezieht sich auf die Verdünnung mit der Pufferlösung (nach Zukippen) im Hauptraum des Reaktionsgefäßes.

Tabelle 12

Einfluß von Aminosäuren auf die Dunkelatmung (gemessen als O_2-Verbrauch) von *Rhizoclonium profundum* Brand. Alle Werte sind auf 100 mg Frischgewicht bei 25° C bezogen

	stündl. O_2-Verbrauch von 100 mg Algen		t	n	p
	Normalwert vor Zugabe der AS	nach Zukippen der AS			
10^{-3} mol Glutaminsäure	38,2 mm³	41,8 mm³	0,95	5	0,45
10^{-3} mol d, l Alanin	36,6 mm³	45,0 mm³	6,41	5	< 0,01
10^{-3} mol Glykokoll	31,3 mm³	39,5 mm³	4,97	4	< 0,01
H_2O	35,3 mm³	34,1 mm³	0,55	5	0,60

[15] Für freundliche Determination danke ich Herrn Dr. W. Bock, Würzburg.

Tabelle 13

Abfallen der Assimilationsleistung (gemessen als O_2-Abgabe) von *Rhizoclonium profundum* BRAND nach Zugabe von Aminosäuren. Alle Werte sind auf 100 mg Frischgewicht bei 25° C bezogen

	stündl. O_2-Abgabe von 100 mg Algen		t	n	P
	Normalwert vor Zugabe der AS	nach Zukippen der AS			
10^{-3} mol Glutaminsäure	501,6 mm³	355,2 mm³	3,33	6	$< 0{,}02$
10^{-3} mol d,l Alanin	508,5 mm³	370,8 mm³	9,17	6	$< 0{,}001$
10^{-3} mol Glykokoll	666,3 mm³	485,4 mm³	7,53	5	$< 0{,}001$
H_2O	515,8 mm³	497,6 mm³	0,55	6	0,60

Glutaminsäure führt nicht zu einer signifikanten Steigerung der Respiration, eine Assimilationshemmung ist zwar deutlich vorhanden, aber nur schwach gesichert. Sowohl d,l Alanin wie auch Glykokoll führen dagegen zu einer eindeutigen Respirationssteigerung (ca. 25 %) und hemmen die Assimilation um rund 35 %. Die Versuche mit Algenfäden weisen darauf hin, daß schon die freien AS des Pflanzenlausspeichels das Eintreten von Stoffwechselstörungen in besogenen Pflanzenzellen verursachen könnten. MAREK (1959) hat inzwischen hierzu an Geweben von höheren Pflanzen (Blattstückchen) Versuche durchgeführt.

4. Veränderung der Phosphatasenaktivität besogener Pflanzengewebe

Nachdem Störungen der Assimilation und Respiration von Pflanzengeweben durch Läuse hervorgerufen werden können, war es von großem Interesse, auch die Frage einer Beeinflussung pflanzlicher Fermentsysteme zu prüfen. Für diese Untersuchungen wurden wegen ihrer zentralen Bedeutung für zahlreiche Energieumsetzungen die sauren Phosphatasen herangezogen. Deren Aktivität kann man zudem sehr gut als Indikator für die Stoffwechselleistung eines Gewebes betrachten, und es war zu erwarten, daß sie bei anderweitigen Stoffwechselbeeinflussungen mit betroffen sind.

Zunächst wurden Versuche zur histochemischen Lokalisation von saurer Phosphatase unter Verwendung der von GLICK und FISCHER (1949) für pflanzliche Gewebe entwickelten Methode von GOMORI (1939) in der durch FREY (1954) vereinfachten Form durchgeführt. Als Substrat diente Na-α-Glyzerophosphat, dessen Spaltung als Maß für die Fermentaktivität gilt. Von den Spaltprodukten wird die Phosphorsäure mit Bleinitrat als Bleiphosphat gefällt. Letzteres führt man mit Ammonsulfid in das braun-schwarze schwerlösliche Bleisulfid über. Leider führte diese Technik bei den vor allem untersuchten Tannenrindenschnitten nicht zu auswertbaren Ergebnissen. Wie nämlich die ohne Substrat angesetzten Kontrollteste erwiesen, scheinen ziemlich viele Schwermetalle, die selbst Sulfidschwärzungen ergeben, in die Rinde eingelagert zu sein. Entsprechende Lokalisierungsversuche an der Rindenperipherie älterer Bäume scheinen bis jetzt noch nicht durchgeführt worden zu sein[15], die Untersuchungen von ZIEGLER (1956) spezialisieren sich auf die Phosphatasen des Phloembereichs.

Auch an unzerschnittenen Veilchenblättern ließen sich im Blatthälftenversuch keine klaren Ergebnisse erzielen, weil das Na-α-Glyzerophosphat nur außerordentlich schlecht diffundiert. Es war zwar an den Stichstellen der Läuse eine erhöhte Schwärzung zu bemerken, doch muß dieser Befund mit Vorsicht ausgewertet werden. Es ist nämlich möglich, daß an den Einstichpunkten das Na-α-Glycerophosphat bevorzugt eindringt.

[15] Nach freundl. mündl. Auskunft von Herrn Professor H. WANNER, Botanisches Institut der Kantonalen Universität Zürich.

Photometrische Bestimmungen der Aktivität saurer Phosphatasen wurden nach dem im methodischen Teil geschilderten Verfahren mit Phenolphthaleinphosphat als Substrat vorgenommen. Zunächst wurden wiederum Veilchenblätter im Blatthälftenversuch zu den Bestimmungen herangezogen. Jeweils 20 imaginale Zwiebelläuse wurden in einem Käfig auf einer Blatthälfte unterseitig zum Saugen angesetzt, auf der gegenüberliegenden Blatthälfte wurde ein Käfig ohne Läuse angeklemmt, und nach 48stündigem Saugen der Läuse wurde die Phosphatasenaktivität der von den Käfigen umschlossenen Blattflächen beider Seiten vergleichend bestimmt.

Wegen der stark unterschiedlichen Phosphatasenaktivität der einzelnen Blätter erscheint nur ein Aktivitätsvergleich zwischen besogener und unbesogener Blatthälfte möglich. Dabei wurde jeweils die Aktivität der unbefallenen Blatthälfte, gemessen als Extinktionswert, gleich 100% gesetzt. Von 26 Versuchsblättern war in 24 Fällen die Phosphatasenaktivität der besogenen Hälfte um 10,5–33,5% (Mittelwert 18,1%) höher als die der unbefallenen Blattseite. In 2 Fällen war die Aktivität der befallenen Seite um 21 bzw. 11% geringer als die der unbefallenen Blattfläche. Da diese beiden Blätter leichte Gelbfleckung aufwiesen, wird bei diesen eine physiologische Störung, evtl. durch Virusbefall, angenommen.

Es ist sehr schwierig, Vermutungen darüber anzustellen, worauf bei befallenen Blättern diese Aktivitätserhöhung der Phosphatasen zurückzuführen sein könnte. Die zunächst naheliegende Vermutung, daß die Läuse selbst mit ihrem Speichel Phosphatasenaktivitäten in ähnlicher Weise den Blättern injizieren, wie dies bei der Feuerwanze *Pyrrhocoris apterus* der Fall ist, scheidet aus. Bei den Speicheluntersuchungen konnte nämlich, wie in Abschnitt III ausgeführt wurde, keine Phosphatasenaktivität bei unserem Versuchstier *Myzus ascalonicus* Donc. festgestellt werden. Die Zwiebellaus ist ein typischer Siebröhrensauger und entnimmt als solcher dem Phloem die als Wanderzucker transportierte Saccharose. Da die Nahrungsaufnahme der Zwiebellaus nicht gering ist (1 virginopares ♀ entzieht nach unseren Messungen dem Blatt 0,09 mg/h Flüssigkeit, was bei Zugrundelegung einer 15prozentigen Saccharoselösung und 20° C 0,085 ml entspricht), müßte ein vermehrter Nachschub von Produkten der Kohlenhydratassimilation aus dem Mesophyll in die Siebröhren erfolgen. Im Mesophyll wandern jedoch nach den Untersuchungen von Wanner (1952) Zuckerphosphate, die vor Eintritt in die Siebröhren in den Geleitzellen dephosphoryliert werden müssen. Es ist vielleicht von dieser Seite her erklärlich, daß sich in den besogenen Blattstücken ein erhöhter Phosphorsäureumsatz mit entsprechend erhöhter Fermentaktivität einstellt.

An der Rinde von Weißtannen mit unterschiedlichem Befall durch Stammläuse der Gattung *Dreyfusia* CB wurden ebenfalls Bestimmungen der Phosphatasenaktivität vorgenommen. Auch hier wurde eine erhöhte Aktivität besogener gegenüber vergleichbaren unbefallenen Rindenstückchen gemessen. Gleichsinnig mit der Phosphatasenaktivität war auch die Respiration der befallenen Rindenproben erhöht. Im einzelnen werden die an Tannenrinde gemessenen Werte in Kapitel VIII aufgeführt, wo sie tabellarisch dem O_2-Verbrauch und dem cytochemischen Eiweißbefund der entsprechenden Proben gegenübergestellt werden.

Die Kohlensäure-Sauerstoff-Druckmethode zur Bekämpfung der großen Narzissenfliege (*Lampetia equestris* F.)

Von W. E. de Mol van oud Loosdrecht †, Amsterdam

Mit 9 Abbildungen

V. Das Blühen und das Wachstum der behandelten und dann im Frühling und Sommer 1942 im Freien gepflanzten Zwiebeln

1. Einleitung

Wie in der letzten der vier vorhergehenden Publikationen über die Kohlensäure-Sauerstoff-Druckmethode zur Bekämpfung der Großen Narzissenfliege bereits mitgeteilt wurde (De Mol 1953, 1954, 1955, 1956), sind von den 30 Varietäten, die im Jahre 1941 behandelt wurden, die nachstehenden 22 in der üblichen Weise im Freien gepflanzt worden, um die Wurzelbildung, das Wachstum und die Blüte derselben eingehend kontrollieren zu können:

Apotheosis, Argent, Cheerfulness, Christmas Glory, Croesus, Early Perfection, Early Surprise, Emperor, Epicure, Gefüllte Campernelli[1], Helios, Horace, King Alfred, Klondyke, Lady Moore, Laurens Koster, Lucifer, Marquis, Masterpiece, Sämling J. V., Southern Gem, Twink.

Die Zahl der von der Made nicht angetasteten behandelten Zwiebeln betrug ca. 15 000 Stück, die zwischen dem 15. Juli und 7. August ausgegraben worden waren; am 18. September 1941 wurden sie wieder ausgepflanzt. Wie bereits vorher erwähnt, wurden mit diesen von der Larve nicht angetasteten Zwiebeln (und auch mit den angetasteten Exemplaren) im ganzen 21 Versuche durchgeführt, und zwar vom 22. Juli bis zum 11. September 1941. Die Dauer der Behandlung betrug von 4 bis zu 19 Stunden. Die Höhe des At-Drucks war bei jedem Versuch dieselbe, da der günstigste Druck bereits in den vorhergehenden Jahren durch Experimente ermittelt worden war.

Um die Dauer der Behandlung nach Möglichkeit zu verkürzen, wurden im Vorsommer mit jedem der Gase (in verschiedenen Prozentsätzen) Proben unternommen, hauptsächlich im Hinblick auf die für die Praxis erhofften Erfolge. Hierbei wurde festgestellt, daß alle Larven bei einer Behandlungsdauer von 8 Stunden sterben, wenn die richtige Gasmischung verwendet wird. –

Nach dem späten, strengen und langwierigen Winter konnten diese Zwiebeln erst am 10. März von ihrer Winterhülle befreit werden. Das Aufkommen der Gewächse dieser 22 Varietäten kann als besonders günstig bezeichnet werden. Nach einigen Wochen konnte sogar konstatiert werden, daß die behandelten Zwiebeln der Varietät King Alfred beim Aufkommen aus dem Boden keinesfalls hinter den überjährigen unbehandelten Pflanzen derselben Varietät – also den Zwiebeln, die 1941 nicht ausgegraben wurden – zurück-

[1] *N. campernelli plenus*, „the true double Campernelle Jonquil".

standen. Das bedeutet also, daß sie höher gewachsen waren als die ausgegrabenen unbehandelten Zwiebeln.

Von den interessierten Sachverständigen gingen bereits frühzeitig Anfragen ein, ob sie diese Versuche in Augenschein nehmen könnten. Aus diesem Grund wurde in der Zeitschrift „Weekblad voor Bloembollencultuur" (Wochenzeitung für Blumenzwiebelkultur) vom 17. April 1942 nachstehender Artikel veröffentlicht, der einer Einladung gleichkam. Derartige Mitteilungen an die praktischen Züchter werden von uns mit Absicht in diese Publikation aufgenommen, um damit zu beweisen, wie eng die erwähnten Versuche mit der Narzissenkultur zusammenhängen.

Die Bekämpfung der Narzissenfliege

Wie bereits mitgeteilt, wurden ca. 15 000 Zwiebeln im Betrieb der Firma Van't Hof & Blokker in Limmen ausgepflanzt, die nach der Methode Dr. W. E. de Mol behandelt worden waren. Nachdem sich der Winter nun verabschiedet hat, ist die Aufmerksamkeit aller Interessenten jetzt auf die Gewächse gerichtet. Die bepflanzten Beete wurden schon vor einigen Wochen von ihrer Winterhülle befreit, und die Gewächse haben durch das volle Tageslicht inzwischen ihre grüne Farbe bekommen. –

Zwischen dem Aufkommen dieser Gewächse und demjenigen der unbehandelten Zwiebeln wurden bereits Vergleiche angestellt, wobei folgendes festgestellt worden ist:

1. Die Zwiebeln sind vorzüglich aufgekommen; im allgemeinen sind also alle verwendeten Varietäten frühzeitig aufgekommen.
2. Die Varietät King Alfred, die bei einigen Versuchen verwendet wurde, kam früher auf als normal und steht nun mit der überjährigen unbehandelten King Alfred gleich; das Gewächs ist also höher als dasjenige der unbehandelten Zwiebeln. –

Soweit die Einzelheiten über das Aufkommen der Gewächse; nun muß auf die Entwicklung der Blumen gewartet werden.

2. Die Beschaffenheit der Blumen und Blätter der behandelten Pflanzen

Versuch 1

Tabelle 1

Varietät	Gasmischung	Anzahl der gepflanzten Zwiebeln	Anzahl der Blumen	Bemerkungen
Christmas Glory	20 % CO_2 + 80 % O_2	468	480	Keine Beschädigung an den Blumen. Das Gewächs war sehr gut. Am 10. April waren diese 3 Varietäten am Blühen
Helios		112	116	
Horace		720	855	

Bei diesen 3 Varietäten war die Wurzelbildung ausgezeichnet. Das Gewächs kam ebenfalls sehr gut zur Entwicklung. Die Blätter blieben bis Anfang Juli grün. Die Behandlungsdauer für die Zwiebeln dieses Versuches betrug 19

Abb. 1. Versuch 1: Helios

Stunden. Diese langwierige Behandlung hat weder der Blume noch der Wurzelbildung oder dem Gewächs im geringsten geschadet.

Christmas Glory begann schon am 10. April zu blühen. Helios blühte am 14. April vollständig. Siehe Fig. 1.

Insgesamt unternahmen wir 21 Versuche, nämlich außer dem vorstehenden Versuch 1 noch die folgenden:

Versuch 2

Varietät: Christmas Glory; Gasmischung 20 % CO_2 + 80 % O_2; Anzahl der gepflanzten Zwiebeln: 96; Anzahl der Blumen: 100.

Varietät: Helios; Behandlung und Gasmischung: dieselbe; Anzahl der gepflanzten Zwiebeln: 504; Anzahl der Blumen: 510.

Varietät: Horace; Behandlung und Gasmischung: dieselbe; Anzahl der gepflanzten Zwiebeln: 200; Anzahl der Blumen: 205.

Bemerkungen: An den Blumen waren keine Beschädigungen. Das Gewächs war ausgezeichnet. Die erste Blume erschien im April.

Wie bereits erwähnt, betrug die Behandlungsdauer bei diesem Versuch 10 Stunden. Obwohl diese Varietäten zu denjenigen gehören, die am frühesten blühen, blieb das Gewächs dennoch sehr lange grün, nämlich bis Anfang Juli. Die Wurzelbildung war ebenfalls sehr gut und das Gewächs ausgezeichnet. Hierbei muß aber in Betracht gezogen werden, daß die Zwiebeln sehr klein waren (einige runde Zwiebeln, ohne Nebenzwiebeln). Siehe Abb. 2.

Versuch 3

Varietät: Christmas Glory; Behandlung und Gasmischung: dieselbe wie bei Versuch 1 und 2; Anzahl der gepflanzten Zwiebeln: 240; Anzahl der Blumen: 245.

Varietät: Helios; Behandlung und Gasmischung: dieselbe; Anzahl der gepflanzten Zwiebeln: 175; Anzahl der Blumen 180.

Abb. 2. Versuch 2: Horace

Varietät: Horace; Behandlung und Gasmischung: dieselbe; Anzahl der gepflanzten Zwiebeln: 360; Anzahl der Blumen: 375.

Bemerkungen: An den Blumen waren keine Beschädigungen. Das Gewächs war sehr gut.

Die Dauer der Behandlung betrug hier 8 Stunden. Wie bei den bereits erwähnten Versuchen kann hier ebenfalls gesagt werden, daß das Gewächs sehr lange grün blieb.

Versuch 4 a

Varietät: Masterpiece; Behandlung: Gasmischung: 80% O_2 + 20% CO_2; Anzahl der gepflanzten Zwiebeln: 60; Anzahl der Blumen: 72.

Bemerkungen: An den Blumen ließen sich keine Beschädigungen feststellen; es war ein schönes Gewächs.

Versuch 4 b

Varietät: Sämling J. V.; Behandlung und Gasmischung: wie bei Versuch 4 (a); Anzahl der gepflanzten Zwiebeln: 48; Anzahl der Blumen: 96.

Bemerkungen: Nicht die geringste Beschädigung; ein besonders schönes Gewächs.

Varietäten: Apotheosis, Argent, Cheerfulness, Christmas Glory, Croesus, Early Perfection, Early Surprise, Emperor, Epicure, Gefüllte Campernelli, Helios, Horace, King Alfred, Klondyke, Lady Moore, Laurens Koster, Lucifer, Marquis, Masterpiece, Southern Gem, Twink.

Behandlung und Gasmischung: wie vorstehend; Anzahl der insgesamt gepflanzten Zwiebeln: 616; Anzahl der Blumen: 692.

Bemerkungen: Bei Laurens Koster war die Blume ein wenig beschädigt. Dies kann aber nicht auf die Behandlung zurückgeführt werden, da die unbehandelte Laurens Koster diese Beschädigung auch hatte; der strenge Winter war wohl die Ursache davon. Diese Beschädigung wurde in der ganzen Umgebung wahrgenommen, und einige Besucher teilten mit, daß sie diese Abweichung auch schon bei ihren eigenen Partien wahrgenommen hatten.

Versuch 5 a

Varietät: Epicure; Behandlung: Gasmischung: 20 % CO_2 + 80 % O_2; Anzahl der gepflanzten Zwiebeln: 48; Anzahl der Blumen: 54.

Bemerkungen: Auch bei dieser Varietät ließ sich keine Abweichung feststellen.

Abb. 3. Versuch 5 (b): Laurens Koster

Versuch 5 b

Varietät: Laurens Koster; Behandlung und Gasmischung: wie bei Versuch 5 a; Anzahl der gepflanzten Zwiebeln: 148; Anzahl der Blumen: 167.

Bemerkungen: Die Blumen sind etwas beschädigt, was aber nicht auf die Behandlung, sondern auf den strengen Winter zurückzuführen ist. Siehe Abb. 3.

Versuch 6 a

Varietät: Cheerfulness; Behandlung: Gasmischung: 80 % O_2 + 20 % CO_2; Anzahl der gepflanzten Zwiebeln: 60; Anzahl der Blumen: 64.

Bemerkungen: Ein sehr gutes Gewächs; alle Blumen waren normal. Hier wurde 10 Stunden lang eine umgekehrte Behandlung in Anwendung gebracht, d. h. zuerst 80 % O_2 und dann 20 % CO_2. Nach 21 Tagen waren alle Larven tot.

Abb. 4. Versuch 6 (a): Cheerfulness

Versuch 6 b

Varietät: Gefüllte Campernelli; Gasmischung: wie bei Versuch 6 a; Anzahl der gepflanzten Zwiebeln: 96; Anzahl der Blumen: 105.

Bemerkungen: Das Gewächs war sehr gut. An den Blumen waren keine Beschädigungen festzustellen; alles war normal.

Abb. 5. Versuch 7 (a): Argent

Versuch 6 c

Varietät: Early Surprise; Gasmischung: wie oben; Anzahl der gepflanzten Zwiebeln: 95; Anzahl der Blumen: 108.

Bemerkungen: Wie bei den anderen Varietäten, so waren auch hier an den Blumen keine Beschädigungen zu konstatieren; es war ein gutes Gewächs. Siehe Abb. 4.

Versuch 7 a

Varietät: Argent; Gasmischung: wie vorstehend; Anzahl der gepflanzten Zwiebeln: 98; Anzahl der Blumen: 107.

Bemerkungen: Überhaupt keine Abweichungen vorhanden. Abb. 5 zeigt uns, wie schön die Blumen auf dem Felde waren. Hier wurde also wiederum zuerst O_2 und dann CO_2 verabreicht.

Abb. 6. Versuch 7 (b): Croesus

Versuch 7 b

Varietät: Croesus; Gasmischung: wie bei Versuch 7 a; Anzahl der gepflanzten Zwiebeln: 98; Anzahl der Blumen: 105.

Bemerkungen: Nicht die geringste Abweichung bemerkbar. Nach einer 12stündigen Behandlung mit obiger Gasmischung waren alle Larven nach 13 Tagen tot.

Versuch 7 c

Varietät: Early Perfection; Gasmischung: ebenfalls 80% O_2 + 20% CO_2; Anzahl der gepflanzten Zwiebeln: 36; Anzahl der Blumen: 48.

Bemerkungen: Ein sehr gutes Gewächs, das keine anormalen Blumen zeigte. Siehe Abb. 5 und 6.

Versuch 8

Varietät: King Alfred; Gasmischung: 30% CO_2 + 70% O_2; Anzahl der gepflanzten Zwiebeln: 560; Anzahl der Blumen: 582.

Bemerkungen: Die Blumen waren ganz normal und das Gewächs ebenfalls sehr gut. Bei einer 8stündigen Behandlung mit einer Gasmischung von 30% CO_2 + 70% O_2 war nach 8 Tagen keine Larve mehr am Leben. Dieser Versuch war einer der am besten gelungenen Versuche zur Vernichtung der Larven; außerdem ergab er ein außergewöhnlich gutes Gewächs.

Versuch 9

Varietät: King Alfred; Gasmischung: 50% CO_2 + 50% O_2; Dauer der Behandlung: 12 Stunden; Anzahl der gepflanzten Zwiebeln: 960; Anzahl der Blumen: 998.

Bemerkungen: An den Blumen waren keine Abweichungen festzustellen.

Versuch 10

Varietät: King Alfred; Gasmischung: 30% CO_2 + 70% O_2; Dauer der Behandlung: 6 Stunden; Anzahl der gepflanzten Zwiebeln: 800; Anzahl der Blumen: 948.

Bemerkungen: Wie bei Versuch 9.

Versuch 11

Varietät: King Alfred; Gasmischung: wie vorstehend; Dauer der Behandlung: 5 Stunden; Anzahl der gepflanzten Zwiebeln: 848; Anzahl der Blumen: 950.

Bemerkungen: Wie vorstehend.

Versuch 12

Varietät: King Alfred; Gasmischung: 35% CO_2 + 65% O_2; Dauer der Behandlung: 7 Stunden; Anzahl der gepflanzten Zwiebeln: 584; Anzahl der Blumen: 620.

Bemerkungen: Wie oben.

Versuch 13

Varietät: King Alfred; Gasmischung: 100% komprimierte Luft; Dauer der Behandlung: 8 Stunden; Anzahl der gepflanzten Zwiebeln: 780; Anzahl der Blumen: 823.

Bemerkungen: Wie oben.

Versuch 14

Varietät: King Alfred; Gasmischung: 75 % CO_2 + 25 % komprimierte Luft; Dauer der Behandlung: 4 Stunden; Anzahl der gepflanzten Zwiebeln: 520; Anzahl der Blumen: 550.

Bemerkungen: Wie oben.

Versuch 15

Varietät: King Alfred; Gasmischung: 30 % CO_2 + 70 % komprimierte Luft; Dauer der Behandlung: 8 Stunden; Anzahl der gepflanzten Zwiebeln: 760; Anzahl der Blumen: 800.

Bemerkungen: Wie vorstehend. Bei diesen Versuchen war an den Gewächsen ein kleiner Unterschied zu bemerken, wobei jedoch gesagt werden muß, daß keine Abweichungen konstatiert werden konnten. Wohl ist zu bemerken, daß das Aufkommen der Gewächse (nachdem sie von ihrer Winterhülle befreit worden waren) früher erfolgte als gewöhnlich und daß sie mit der überjährigen K. A.-Varietät (deren Zwiebeln nicht ausgegraben, sondern vom Vorjahr ab im Boden waren) gleichgestellt werden können.

Versuch 16

Varietät: King Alfred; Gasmischung: 30 % CO_2 + 70 % O_2; Anzahl der gepflanzten Zwiebeln: 880; Anzahl der Blumen: 945.

Bemerkungen: Keine. Bei diesem Versuch betrug die Dauer der Behandlung 8 Stunden; derselbe kann als einer der am besten gelungenen Versuche betrachtet werden; das Gewächs gehörte zu den vorzüglichsten. Am 20. April begann King Alfred zu blühen.

Versuch 17

Varietät: King Alfred; Gasmischung: 20 % CO_2 + 80 % O_2; Anzahl der gepflanzten Zwiebeln: 860; Anzahl der Blumen: 895.

Bemerkungen: Keine. Auch hier betrug die Dauer der Behandlung 8 Stunden.

Versuch 18

Varietät: King Alfred; Gasmischung: 30 % CO_2 + 70 % O_2; Anzahl der gepflanzten Zwiebeln: 980; Anzahl der Blumen: 1035.

Bemerkungen: Das Gewächs war sehr gut. Bei diesem Versuch betrug die Dauer der Behandlung 10 Stunden. Das Gewächs zeigte, daß die Behandlung keine nachteiligen Folgen gehabt hat; es war ausgezeichnet.

Versuch 19

Varietät: King Alfred; Gasmischung: 70 % O_2 + 30 % CO_2; Anzahl der gepflanzten Zwiebeln: 840; Anzahl der Blumen: 912.

Bemerkungen: Das Gewächs war normal. Hier wurde die Gasmischung in umgekehrter Reihenfolge verabreicht. Die Dauer der Behandlung betrug 8 Stunden.

Versuch 20

Varietät: King Alfred; Gasmischung: 30% CO_2 + 70% O_2; Anzahl der gepflanzten Zwiebeln: 926; Anzahl der Blumen: 998.

Bemerkungen: Auch hier zeigte das Gewächs keine Abweichungen; auch die Blumen waren normal.

Abb. 7. Wurzelbildung bei (von links nach rechts): King Alfred, Apotheosis, Laurens Koster und Early Surprise

Versuch 21

Varietät: King Alfred; Gasmischung: 30% CO_2 + 20% O_2 + 50% komprimierte Luft; Anzahl der gepflanzten Zwiebeln: 960; Anzahl der Blumen 1024.

Bemerkungen: Diese Gasmischung – mit komprimierter Luft – ergab keine Besonderheiten.

Sämtliche Versuche mit King Alfred haben nicht die geringsten Abweichungen ergeben. Im allgemeinen kann gesagt werden, daß die Gewächse sehr gut waren. Ebenso wie bei den anderen Varietäten, blieb auch bei King Alfred das Gewächs sehr lange grün.

Abb. 7 zeigt uns die Wurzelbildung der behandelten Varietäten.

Abb. 8 und 9 zeigen uns einige Beispiele, woran ersichtlich ist, wie gut sich die behandelten Zwiebeln (Wurzeln, Blätter und Blumen) entwickelt haben. Auch an den Gewächsen lassen sich keine Abweichungen feststellen; alles kann als normal bezeichnet werden.

Abb. 8. King Alfred (links) und Apotheosis (rechts)

Die zu diesen Versuchen verwendeten 30 Varietäten gehörten nicht weniger als 8 verschiedenen Gruppen an, und zwar den bedeutendsten von den 11 Gruppen, zu denen die gezüchteten Narzissen zu rechnen sind, nämlich: Trumpet Narcissi, Large-Cupped Narcissi, Small-Cupped Narcissi, Double Narcissi, Jonquille Narcissi, Tazetta Narcissi, Poeticus Narcissi und Species and wild forms and Hybrids. Siehe „Classified List of Daffodil Names", The Royal Hort. Society, London, 1950.–

Hieraus geht wohl deutlich hervor, daß alle Varietäten die Behandlung vertragen können; auch wenn sie variieren.

Über die vorstehenden 21 Versuche sowie über die hierbei in Anwendung gebrachte Kohlensäure-Sauerstoff-Druckmethode, System Dr. De Mol, veröffentlichten die holländischen Fachblätter längere, sehr ausführliche, günstig lautende Berichte.

Zusammenfassung

1. Die Qualität der Blumen, Blätter und Wurzeln ist während der Blüte (im Frühjahr 1942) auf dem Felde genau kontrolliert worden.
2. Die Blüte – soweit bei dem strengen Winter von einer solchen gesprochen werden kann – setzte zur normalen Zeit ein.
3. Die Blumen waren normal gebildet. Die Blätter zeigten keine Abnormitäten; sie behielten lange ihre grüne Farbe; auch der Prozeß der Wurzelbildung verlief nach Wunsch.
4. Selbst bei der längsten Behandlungsdauer (19 Stunden) war das Gewächs gut.
5. Wenn die Blumen eine geringe Beschädigung aufwiesen (Lady Moore, Laurens Koster) so ist dies – ebenso wie bei den unbehandelten Pflanzen – auf den strengen Winter zurückzuführen.
6. Wenn Kohlensäure und Sauerstoff in einem anderen Verhältnis als 20 : 80 verabreicht wurden (z. B. im Verhältnis von 30 : 70, 50 : 50 oder 35 : 65), dann waren keine Abnormitäten festzustellen. – Bei den Versuchen 8 und 18 (30 % CO_2 + 70 % O_2) konnte das Gewächs sogar zu den besten der 21 Versuche gerechnet werden.
7. Wenn komprimierte Luft, oder Kohlensäure und komprimierte Luft, oder Kohlensäure, Sauerstoff und komprimierte Luft verabreicht wurden, dann war Vorstehendes jedoch nicht der Fall.

8. Auch wenn Kohlensäure und Sauerstoff in umgekehrter Reihenfolge verabreicht wurden, war das Wachstum normal.
9. Die behandelten Zwiebeln blieben oft im Wachstum nicht hinter dem überjährigen Gewächs zurück.
10. Die praktischen Züchter haben diesen Versuchen nicht nur deswegen ein so reges Interesse entgegengebracht, weil die Maden der Großen Narzissenfliege dabei bestimmt getötet werden, sondern auch darum, weil das Wachstum der Zwiebeln nach dem forcierten Blühen und nach der Blüte im Freien so ausgezeichnet ist.

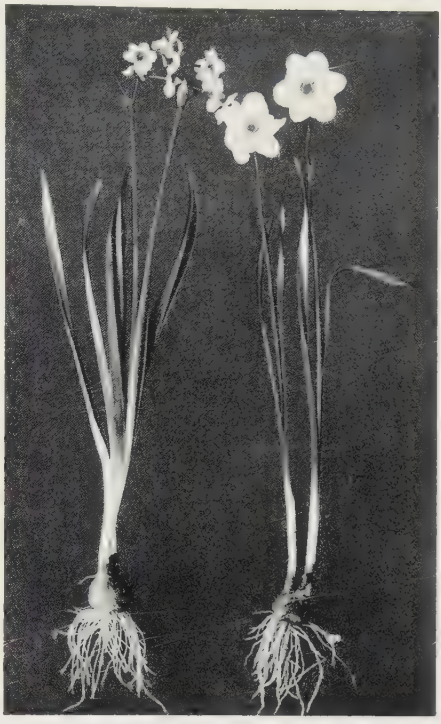


Abb. 9. King Alfred (links) und Apotheosis (rechts)

Summary

1. The quality of the flowers, leaves and roots during the flowering (in spring 1942) has been supervised on the field.
2. The flowering – as far we can speak of suchlike after a severe winter – started at a normal time.
3. The flowers were normally shaped. The foliage did not show abnormities; for a long time it preserved its green colour; also the process of rootforming was going on well.
4. Even at the longest delay of treatment (19 hours) the growth was good.
5. When the flowers proved to have a small damage (Lady Moore, Laurens Koster), then this is – as like with untreated plants – to ascribe to a severe winter.
6. When carbonic acid and oxygen in another proportion as 20 : 80 is applied (f.i. in proportion of 30 : 70, 50 : 50 or 35 : 65), then no abnormities were to be state.
   With trials VIII and XVIII (30% CO_2 + 70% O_2) the growth even could be reckoned to the 21 best ones.
7. When compressed air, or carbonic acid, and compressed air, or carbonic acid, oxygen and compressed air were applied, then the above however is not the case.
8. Also when carbonic acid, and oxygen were applied in inverted sequence, the growth was normal.
9. The treated bulbs not often remained in growth behind the superannuated vegetation.
10. The working growers not only therefore have met with a lively interest, because the grubs of the big daffodilfly are certainly killed then, but also

because the growth of the grubs after the forced flowering and after blossoming in freedom is so excellent.

Literatur

De Mol, W. E., 1953: Die Kohlensäure-Sauerstoff-Druckmethode zur Bekämpfung der Großen Narzissenfliege *(Lampetia equestris* F.) I. Z. f. angew. Entomologie, 35, 319–338.

De Mol, W. E., 1954: Die Kohlensäure-Sauerstoff-Druckmethode zur Bekämpfung der Großen Narzissenfliege *(Lampetia equestris* F.). Das Töten der Made und der Zustand der Zwiebeln bei Anwendung der Kohlensäure-Sauerstoff-Druckmethode (1939–1941) II. Z. f. angew. Entomologie, 36, 334–357.

De Mol, W. E., 1955: Die Kohlensäure-Sauerstoff-Druckmethode zur Bekämpfung der Großen Narzissenfliege *(Lampetia equestris* F.). Die Behandlung der Zwiebeln in der zweiten Hälfte 1941. III. Z. f. angew. Entomologie, 38, 49–66.

De Mol, W. E., 1957: Die Kohlensäure-Sauerstoff-Druckmethode zur Bekämpfung der Großen Narzissenfliege *(Lampetia equestris* F.). Das Blühen der erst behandelten und dann forcierten Zwiebeln im Frühjahr 1942. IV. Z. f. angew. Entomologie, 40, 161–174.

Aus dem Zoologischen Institut der Ruprecht-Karl-Universität in Heidelberg

Die Bedeutung der Integumentbildungen der Insekten für die Wirksamkeit von γ-Hexachlorcyclohexan

Von Wolfgang Pranter und Manfred Lüdicke

Mit 6 Abbildungen

1. Einleitung und Literaturübersicht

Die Kontaktgiftwirkung eines Insektizids erfolgt auf dem Wege über das Integument. Seine Wirksamkeit wird neben chemisch-physikalischen Faktoren und neben seiner Verwendungsart in wechselndem Maße bestimmt durch die Beschaffenheit und Differenzierung der Kutikula des Schädlings, sie stellt als biologische Gegebenheit einen begrenzenden Faktor dar. In dieser Arbeit wird für γ-HCC die verschiedene Giftwirkung als Funktion von der Ausbildung des Integuments an mehreren Insekten untersucht.

Kühnelt (1928) stellte in umfassenden Untersuchungen den prinzipiell gleichbleibenden Aufbau der Kutikula aus den drei Schichtkomplexen: Grenzlamelle, Exo- und Endokutikula fest. An verschiedenen Insektenarten konnte Bredenkamp (1941) ein Eindringungsvermögen von Insektiziden durch die Kutikula bemerken, wobei diese Fähigkeit bei Nikotin, Rotenon und Arsen chemisch nachgewiesen werden konnte. Ferner zeigte er in der Struktur der Kutikula von untersuchten Raupen durch Farbreaktion für Giftstoffe besonders durchlässige Stellen auf.

Hurst (1941) erkannte, daß sich die Insektenkutikula dem eindringenden Insektizid gegenüber ähnlich verhält wie eine asymmetrische, semipermeable Membran infolge der Vereinigung einer äußeren hydrophoben Lipoidlage und einem inneren hydrophilen Protein-Chitin-Komplex.

Webb und Green (1945) fanden, daß bestimmte organische Lösungsmittel die Wirkung eines Insektizids stark erhöhen, und prüften eine Reihe dieser Stoffe auf die Fähigkeit, ein Insektizid schnell und in genügender Konzentration durch die Insektenkutikula zu transportieren (carrier efficiency). In einer späteren Arbeit erläutert Webb (1949) die chemisch-physikalischen Voraussetzungen eines wirkungsvollen Insektizids für das Durchdringen der Kutikula und führt diese Eigenschaften letzten Endes auf seine molekulare Struktur zurück. Wichtig ist hierbei vor allem eine zweidimensionale Diffusion entlang einer Öl/Wasser-Zwischenfläche, wie sie innerhalb der Einzelbestandteile der Kutikula gegeben ist.

Beament (1949) untersuchte den Eindringungsmechanismus ovizider Flüssigkeiten an den Eiern von *Rhodnius prolixus* und erkannte, daß sich die Resistenz der Eier gegen lipo- und hydrophile Insektizide im Laufe ihrer Entwicklung besonders durch eine zunehmende Imprägnierung mit Wachs änderte.

Wiesmann (1949) kam bei seinen Untersuchungen an *Calliphora vomitoria* und *Phyllodromia germanica* zu dem Ergebnis, daß der Durchgang von DDT durch die Kutikula abhängig ist von der Struktur und der chemischen Zusammensetzung derselben und auch von den lipophilen Eigenschaften des Insektizids.

Armstrong, Bradbury und Standen (1951) wiesen kolorimetrisch ein verschieden schnelles Eindringungsvermögen von HCC-Isomeren durch die Kutikula nach und zeigten, daß die verschiedene Struktur der Isomeren nicht nur in Beziehung zu setzen ist zu der Giftwirkung im Innern eines Insekts, sondern vor allem zur Frage ihres Eindringungsvermögens. Hinsichtlich des Eindringungsmechanismus teilen sich in heutiger Zeit die Ansichten, ob ein Insektizid die homogene Kutikula zu durchdringen vermag oder nicht. Pfaff (1952) bestreitet dies nach seinen Befunden mit P-O, O-Diäthyl-O, p-nitrophenylmonothiophosphat (E 605) in Anlehnung an Wiesmann (1949) und hält die Sinnesorgane und Intersegmentalhäute auf Grund ihrer geringen Sklerotisierung und ihres hohen Lipoidgehaltes für prädisponierte Eintrittsstellen, während Lüdicke und Lockau (1952) mit radioaktivem Phosphor ein Eindringen von E 605 durch das Integument nachweisen konnten.

Auf die Bedeutung der Epikutikula für den Wasserhaushalt von Insekten wird durch Zacher (1952) hingewiesen. Bei der Anwendung von oberflächenaktiven Pulvern, wie z.B. Talkum oder Quarzstaub, wurde infolge von Verletzung bzw. Verlust der Epikutikula ein stark erhöhter Wasserentzug bei verschiedenen Käfern festgestellt, der zum Tode führte. Bei zusätzlicher Verwendung von DDT konnte bei manchen Aktivpulvern eine wesentliche Verkürzung der Lebensdauer beobachtet werden.

Einen umfassenden Einblick in den chemischen Aufbau der Kutikula in der Reihe der Arthropoden gibt die Arbeit von Richards (1958). An verschiedenen eindrucksvollen Beispielen wird die innerhalb der einzelnen Formen wechselnde Variabilität in der Stärke und Beschaffenheit der Kutikula in Beziehung gesetzt zu den physiologischen Leistungen und den ökologischen Gegebenheiten.

2. Aufbau, Bildung und Differenzierung des Insekteninteguments

Das Integument der Insekten überzieht als Hautskelett den ganzen Körper und seine Anhangsorgane und besteht aus der Epidermis und der ihr aufgelagerten Kutikula. Die Stärke der äußersten Schicht der Kutikula gibt Kühnelt (1928) für Insekten mit 0,3 μ–1,0 μ an. Der Bau der Epikutikula ist nicht einheitlich, sie zerfällt in mehrere Schichten. Nach Wigglesworth (1942) besteht sie bei den meisten Insekten aus einer inneren Kutikulinschicht, auf die nach außen hin eine Polyphenolschicht und eine Wachsschicht folgen. Die Wachsschicht kann nach außen hin von einer sogenannten Zementschicht bedeckt sein. In chemischer Hinsicht handelt es sich bei der Epikutikula um eine mit fetthaltigen Stoffen imprägnierte Membran, wobei Fettsäuren und Cholesterin genauer charakterisiert werden konnten. Infolgedessen fungiert die Epikutikula hauptsächlich als Verdunstungsschutz, was auch aus Versuchen hervorgeht, bei welchen Insekten nach Verlust der Epikutikula an Austrocknung zugrundegehen. (David und Gardiner, 1950; Zacher, 1952.) Nach neueren Untersuchungen von Richards (1958) variiert die Epikutikula bezüglich ihrer Stärke und Färbbarkeit an verschiedenen

Stellen der Körperoberfläche – ein besonders starker Unterschied besteht z.B. zwischen der Epikutikula über Skleriten und über Intersegmentalhäuten.

Unterhalb der Epikutikula folgt die etwa 8 μ–18 μ starke Exokutikula, in welcher sich vor allem die Pigmente (Melanine) befinden. Sie ist die härteste Schicht der Kutikula und zeichnet sich durch Auftreten von Vertikalstrukturen aus. Chemisch setzt sich die Exokutikula vor allem aus Proteinen und Chitin zusammen, mit denen polymere Kohlehydrate als sogenannte Inkrusten chemisch vergesellschaftet sind.

Die unterste Lage des Integuments bildet die etwa 10 μ–50 μ starke Endokutikula. Sie zeigt eine auffallend horizontal geschichtete Struktur und besitzt der Exokutikula gegenüber einen größeren Anteil an Chitin (Pfaff, 1952). Die Beweglichkeit der sogenannten Intersegmentalhäute, die die festen Integumentplatten miteinander verbinden, beruht auf dem Fehlen der harten, äußeren Exokutikula und auf der Verdünnung der Endokutikula.

Charakteristisch und wichtig für das physiologische Verhalten der Insektenkutikula ist das Vorhandensein von sogenannten Porenkanälen. Nach Wigglesworth (1942) reichen sie von der Epidermis bis zur Epikutikula, welche sie aber nicht durchdringen. Ihr Durchmesser beträgt 0,15 μ und wächst in den innersten 4 μ–5 μ trichterförmig bis zu 0,4 μ an. Auf einen mm^2 kommen durchschnittlich 1,2 Millionen Porenkanäle. Die Anzahl der Porenkanäle pro Flächeneinheit nimmt nach innen immer mehr ab, bis in der Endokutikula keine Porenkanäle mehr nachweisbar sind. Die Funktion der Porenkanäle liegt im Aufbau und in der Härtung der Kutiluka, und zwar speziell der Epikutikula. Sobald die Epikutikula ihre volle Stärke erreicht hat, beginnt eine Chitinisierung der distalen Porenkanalinhalte. Es bleibt aber stets eine Spalte in den Kanälen frei, die auch weiterhin dem Stofftransport dient (Pfaff, 1952).

Die Bildung einer neuen Kutikula beginnt schon etwa 3–4 Tage vor dem Abwerfen der Exuvie. Die Epidermiszellen scheiden in gleichem Maße, in dem die alte Endokutikula durch das Sekret von Häutungsdrüsen abgebaut wird, die Schichten der neuen Epikutikula ab. Nach dem Abstreifen der Exuvie wird durch die Porenkanäle der neuen Epikutikula als oberste Schicht Wachs abgeschieden, das an der Oberfläche zu orthorombischen Mikrokristallen kristallisiert, die sich senkrecht zur Oberfläche anordnen (Hurst, 1941). Während der Bildung der Epikutikula werden von den Epidermiszellen die Chitinfibrillen der Exokutikula abgeschieden, die zunächst noch völlig weiß und weich ist. Der Prozeß der Härtung der Exokutikula beruht nach Fraenkel und Rudall (1940) auf einer Reaktion des freien Bluttyrosins mit dem farblosen Protein, das auf diese Weise zu Sklerotin wird. Erst jetzt beginnt der Aufbau der Endokutikula, die sich im Laufe von mehreren Tagen als eine Zahl von Chitin-Protein-Lamellen ablagert und so zum mächtigsten Teil der Kutikula wird.

Als Differenzierungen des Insektenintegumentes, die bei einer Begiftung von Einfluß sind, müssen die echten Haare und verschiedene Sinnesorgane erwähnt werden. Erstere sind in ihren verschiedenen Formen über den ganzen Insektenkörper verbreitet und fungieren meist als Haarsensillen. Sie sind freistehend und beweglich vermittels einer Gelenkmembran und eines Basalringes. Innerviert sind sie mit einer oder mehreren primären Sinneszellen und stehen so mit dem Zentralnervensystem in Verbindung. In mehr oder weniger abgewandelter Form stellen sie die besonders auf Antennen,

Mundwerkzeugen, Flügeln, Tarsen und Cerci gehäuften Tango- bzw. Chemoreceptoren dar. Zusammen mit den völlig ebenen Sinnesplatten, den „Forelschen Sinnesflaschen" und den „Champagnerpfropforganen", wie sie besonders bei hochentwickelten Insekten vorkommen, stellen diese Sinnesorgane Abkömmlinge der Epidermis dar, in deren Bereich die Kutikula mit Durchbohrungen versehen oder meistens stark verdünnt ist. Daher sind sie fast nur von der dünnen Epikutikula bedeckt und stellen Eintrittspforten für Insektizide dar.

Kurz zu erwähnen sind noch die Pulvillen der Dipteren u. a. und die Unterseite der Tarsalglieder vieler Insekten sowie die Tracheen, die infolge ihrer starken Reduktion der Exokutikula Differenzierungen darstellen mit höchstem Einfluß bei einer Intoxikation.

3. Material und Methode

a. Verwendetes Insektizid und Insektenmaterial

Als Insektizid kam reines γ-Hexachlorcyclohexan zur Anwendung in einer Teilchengröße von 10 μ (über die Herstellung derselben siehe Lüdicke und Pranter, 1958). Hierbei kann keine zusätzliche insektizide Wirkung eines Lösungsmittels auftreten, wie sie bei einer Verwendung von Suspensionen oder Emulsionen unvermeidbar gewesen wäre.

Zu den Versuchen wurden der Waldmistkäfer *Geotrupes silvaticus*, die Diptere *Phormia regina* und die Schabe *Rhyparobia madera* verwendet[1]. Bei *Phormia* wurden 5–7 Tage alte Exemplare ausgewählt, weil jüngere Tiere unter Umständen noch eine unvollständig ausgehärtete Kutikula besitzen. Von *Rhyparobia*, die sich in einem beheizten Kasten bei 24° C bei einer Fütterung mit gemahlenem Hundekuchen und Bananenresten gut halten und züchten ließ, kamen nur die in beiden Geschlechtern beflügelten Imagines von einer Länge von etwa 5 cm und einem Gewicht von etwa 1800 mg zum Versuch. Unseres Wissens ist *Rhyparobia* in Deutschland noch nicht zu insektiziden Versuchen benutzt worden.

b. Versuchstechnik

Bei den Versuchen wurden vor allem einzelne, eng umrissene Körperstellen mit Hilfe des Applikationsverfahrens begiftet, außerdem kam auch das Depositverfahren zur Anwendung. Da die Tiere hierzu in ihrer Bewegungsfreiheit behindert werden mußten, wechselte die Versuchsanordnung stark. – Bei der Applikation des Giftes auf dem Mesonotum, den Abdominalsterniten (etwa 2. bis 4. Abdominalsegment) und den Flügel (ca. 3 mm von der Flügelinsertion unterhalb der Costa) von *Phormia* und auf der Intersegmentalhaut (hinter dem dritten Beinpaar) und den Antennen (10 mm von ihrer Insertion) von *Rhyparobia* mußte die Lokomotionsmöglichkeit der Tiere weitgehend unterbunden werden, um ein Abfallen der Partikel zu verhindern.

[1] An anderer Stelle (Lüdicke und Pranter, 1958) wurde die Schabe mit *Leucophaea madeirae* bezeichnet. Obgleich beide Gattungsnamen innerhalb desselben Genus liegen, empfiehlt sich aufgrund von geringfügigen Unterscheidungsmerkmalen die Bezeichnung *Rhyparobia*.

Hierzu wurden die vorher leicht mit Äther betäubten Tiere auf Paraffin festgeklebt, das mit einem erwärmten Skalpell an den Klebstellen flüssig gemacht worden war. Bei *Phormia* wurden in jedem Falle die Flügel an ihren Spitzen leicht angeklebt, bei der Behandlung der Abdominalsternite und der Flügel wurden die Fliegen mit dem Mesonotum zusätzlich in Rückenlage befestigt. *Rhyparobia* wurde in Rückenlage mit dem Pronotum aufgeklebt, außerdem wurde das 3. Beinpaar befestigt. Die Tiere lagen so in genügend weitem Abstand in Reihen auf den etwa 3 cm dicken Paraffinblöcken und hatten zur Bewegung alle (bzw. 4) Beine frei. Sie konnten in keinem Fall mit den Beinen die Applikationsstelle erreichen, da diese geschützt war durch ein 1 mm starkes, weiches Gummiplättchen mit einem 1,5 mm großen Loch in seiner Mitte. Mittels Stecknadeln wurde das Gummiplättchen links und rechts vom Insekt befestigt und lag unter leichtem Druck auf dem Integument. In die Löcher kam dann das Insektizid (Abb. 1).

Abb. 1. Phormia regina. Versuchsanordnung bei Applikation auf dem Mesonotum (7fache Vergrößerung)

Zur Behandlung des Pronotums von *Rhyparobia* und des Pronotums und der Abdominaltergite von *Geotrupes* wurde das Gammexan mit Hilfe von Leucoplast vorsichtig festgeklebt. Die Insekten waren somit frei beweglich und konnten trotzdem nicht mit Tarsen, Antennen usw. die begifteten Integumentstellen direkt berühren.

Die gleichermaßen auf die beschriebene Weise behandelten Kontrollen aller Versuchsinsekten lebten wenigstens vier Tage, während die Versuchsdauer in keinem Falle 12 Stunden überschritt. Bei *Phormia* betrug die angewandte Giftmenge/Tier 0,5 mg, bei *Rhyparobia* 1,5 mg und bei *Geotrupes* 1,0 mg. Die für jede Integumentstelle benutzte Versuchstierzahl betrug bei *Phormia* 15-20, bei *Rhyparobia* und *Geotrupes* 10.

Während der Dauer der Versuche herrschte eine Temperatur zwischen 20° C und 22,3° C bei einer relativen Luftfeuchtigkeit von 62–77 %.

Die Deutlichkeit des Intoxikationsbildes wurde durch die beschriebene Versuchsanordnung nicht beeinträchtigt. Ein krampfartiger Beintremor, bei dem die Extremitäten eng an den Leib gezogen wurden, ließ sich bei *Phormia* und *Rhyparobia*, sowie ein langanhaltender Strecktremor bei *Geotrupes* – wie er bei den freibeweglichen Insekten in Verbindung mit der irreversiblen Rückenlage regelmäßig auftritt – auch hier gut beobachten, da die Beine frei waren.

Für das Depositverfahren wurden bei allen Versuchstieren Petrischalen von 9 cm Durchmesser verwendet, in die die abgewogene Giftmenge lose eingeschüttet wurde. Die Belagsdichte/cm² betrug für *Phormia* 0,5 mg, für *Geo-*

trupes 1,0 mg, für *Rhyparobia* 1,5 mg. Die Zahl der Versuchstiere war die gleiche wie beim Applikationsverfahren.

Bei den Versuchen mit Gammexan wurden auf Grund der im Thema liegenden Betonung dieser Faktoren möglichst strukturverschiedene Integumentstellen gewählt, auf die zusammen mit an Kutikulaschnitten gemachten Beobachtungen eingegangen werden soll. Um weder die chemische Zusammensetzung noch die Mikrostruktur der Kutikula zu verändern, wurde mit der schon von Pfaff (1952) empfohlenen direkten Gefrierschnittmethode ohne Fixierung gearbeitet. Die vom Körper losgelöste Kutikula wurde auf dem Gefriertisch völlig in Eis eingebettet und bei nicht zu tiefer Kühlung in einer Stärke von etwa 10 µ geschnitten. Die so hergestellten Präparate wurden in der von Heidenhain angegebenen Modifikation mit Azan gefärbt und mit Caedax eingebettet. Diese Methode erwies sich als zufriedenstellend, und besonders die starken Integumentstellen zeigten unter dem Mikroskop eine klare Schichtenabgrenzung.

Bei den Versuchsinsekten wurden fast die gleichen Integumentstellen geschnitten, auf denen eine Giftapplikation erfolgte. Das Pronotum ist hierbei bei *Rhyparobia* mit etwa 33 µ Gesamtstärke die dickste Integumentstelle (Abb. 2). Auf die Epikutikula entfallen ca. 1,0 µ, die Exokutikula ist etwa 15 µ, die Endokutikula etwa 17 µ stark. Die Matrix blieb wie auch bei allen anderen Schnitten nur vereinzelt erhalten und zeigte sich als dünnes Plattenepithel. Deutlich ist die Abgrenzung der im Präparat gelblichen äußeren Exokutikula von der rötlichen, inneren Exokutikula, in der man die bekannte Vertikalstruktur (Porenkanäle) gut erkennt. Die Endokutikula ist blau gefärbt und zeigt an manchen Stellen die Lamellenstruktur. Im ganzen gesehen erscheint das Pronotum stark sklerotisiert und völlig homogen, d. h. es konnten keine Drüsenausfuhrkanäle oder Sinnesorgane festgestellt werden. Die im Vergleich zum Pronotum sehr zarte Intersegmentalhaut läßt an ihren dünnsten Stellen von etwa 9 µ fast keine Exokutikula erkennen. Neben der Epikutikula ist nur die 7 µ dicke Endokutikula vorhanden. Regelmäßig treten auf ihr feine Haare von etwa 3 µ Länge auf. Der Antennen-Querschnitt mit einer Stärke von 3 µ zeigt ebenfalls ein starkes Überwiegen der Endokutikula; hier sind auch Haarbildungen vorhanden. Bei *Phormia* ist ihrer Färbung nach nur Exo- und Endokutikula zu erkennen, in der Endokutikula zeigt sich eine sehr enge Lamellenstruktur. Das Mesonotum und die Sternite am Abdomen sind sich sehr ähnlich. Das Mesonotum ist etwa 14 µ dick und zerfällt in eine etwa 5 µ dicke Exo- und in eine 9 µ dicke Endokutikula. Die Epikutikula ist nicht meßbar und ist als schwacher Saum zu

Abb. 2. Oberflächenansicht der Kutikula des Pronotum von *Rhyparobia madera* (25fache Vergrößerung)

erkennen. Zu betonen ist der starke Besatz mit Haaren von wenigen µ bis zu 500 µ langen Borsten. Die Abdominalsternite zeigen bei einer Stärke von etwa 13 µ das gleiche Bild, wobei aber die Haarbildungen noch stärker sind. Zwischen den Sterniten des Abdomens sind Intersegmentalhäute von etwa 4 µ Stärke als reine Endokutikularbildungen mit feinem Härchenbesatz.

Das Pronotum von *Geotrupes* erweist sich mit 38 µ Gesamtdicke als stärkstes Integumentstück überhaupt (Abb. 3). Als dunkler Saum mit Vertikalstruktur erscheint die Epikutikula. Die gelbbraun gefärbte äußere Exokutikula ist vollkommen strukturlos und erreicht etwa 7 µ. Eine etwa 9 µ starke, rötlich gefärbte innere Exokutikula geht kontinuierlich in die 22 µ starke, blauviolett gefärbte Endokutikula über. Strukturmäßig stimmen beide durch den Besitz von horizontal geschichteten Balkenlagen überein, die in der Endokutikula fortlaufend stärker werden. Ziemlich regelmäßig treten an der Oberfläche Haare von etwa 3 µ auf. Der sonst von beiden Flügelpaaren überdeckte dorsale Abdominalteil gleicht als Längsschnitt einer Intersegmentalhaut mit stärker chitinisierten, quer getroffenen Rippen. Von der Gesamtstärke von 10 µ hat die 8 µ dicke Endokutikula den größten Anteil, in den 15 µ starken Querrippen erreicht die Exokutikula aber bis zu 6 µ Stärke. Auf der Oberfläche zeigt sich ein dichter, feiner Haarbesatz.

Abb. 3. Oberflächenansicht des Pronotum von *Geotrupes silvaticus* (25fache Vergrößerung)

4. Funktionen des Insekteninteguments bei der Intoxikation

Man weiß heute, daß Kontaktinsektizide am besten durch Intersegmentalhäute und sinnesorganreiche Stellen der Kutikula eindringen, aber eine quantitative Untersuchung durch Applikation wurde bisher selten durchgeführt. Mit DDT-Aktivöl untersuchte Wiesmann (1949) an *Calliphora vomitoria* die bevorzugten Eintrittsstellen des Giftes. Besonders am Flügel wurden die hier vorhandenen einzelnen Sinnesorgane durch Betupfen behandelt oder durch Einstechen in eng begrenzte Aderpartien eine Begiftung des Flügels vorgenommen. Es ergab sich, daß die Giftwirkung von Stelle zu Stelle wechselte und die Reaktionszeit von der Entfernung der Sinnesorgane von der Flügelbasis abhing. Je länger der Weg, desto später trat die Reaktion ein. Dies hängt mit der Intensität zusammen, mit der die Hämolymphe an verschiedenen Stellen des Flügels kreist (Lüdicke, 1954). Auch die an anderen Körperstellen – z. B. dem Rüssel oder den Intersegmentalhäuten – festgestellten Ergebnisse zeigten eine von der Struktur des Integuments abhängige Wirkung und damit völlig verschiedenes Verhalten gegen DDT.

a. Der Einfluß verschiedener Integumentstellen auf die Giftwirkung von γ-HCC

Die bei dem beschriebenen Applikations- und bei dem Depositverfahren erhaltenen Ergebnisse (zeitlicher Verlauf der Mortalität) zeigen schon bei oberflächlicher Betrachtung große Unterschiede zwischen den einzelnen Applikationsorten innerhalb einer Versuchstierart wie auch zwischen den einzelnen Arten. Der bei den einzelnen Applikationsorten und Insektenarten je-

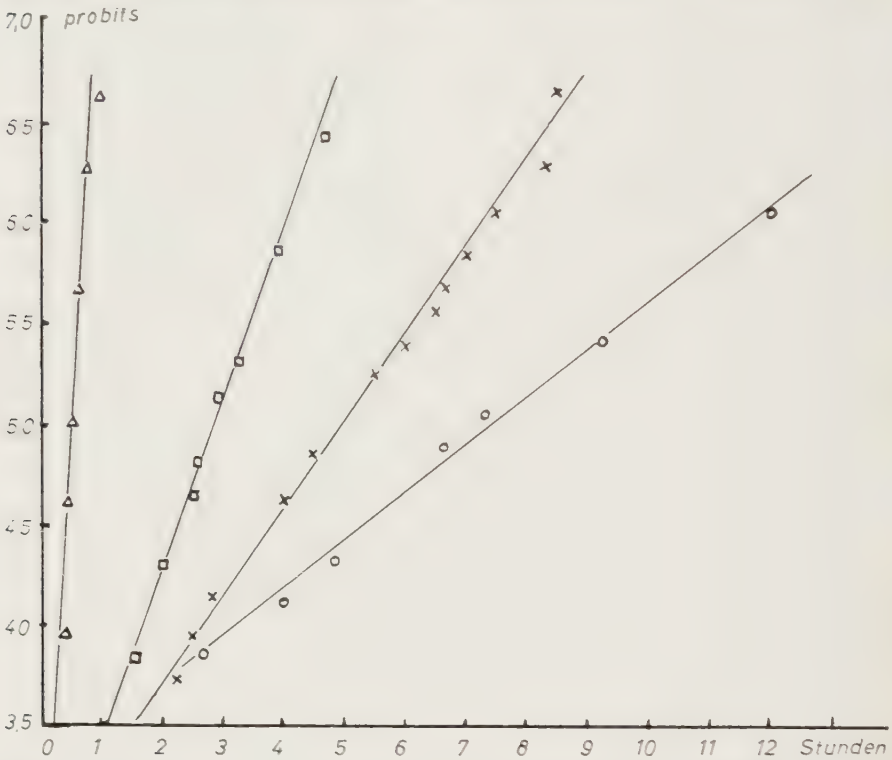


Abb. 4. Zeit-Effekt-Geraden von *Phormia regina* bei Anwendung des Depositverfahrens (△) sowie bei Applikation auf dem Mesonotum (◯), den Abdominalsterniten (×) und dem Flügel (□)

weils erhaltene zeitliche Verlauf der Mortalität ist in den Abbildungen 4–6 (% o-Werte der Mortalität in Probits transformiert) wiedergegeben; die Linearität der Probit-Zeit-Beziehung (Zeit-Mortalität-*Geraden*) läßt die Annahme einer Normalverteilung der individuellen Effektzeiten (bzw. Absterbezeiten) zu. Da bei normalverteilten Zufallsvariablen die Standardabweichung (Streuung) s vom Mittelwert $\bar{t}$ theoretisch unabhängig ist, kann hier die Standardabweichung ohne weiteres – insbesondere also unabhängig von der Größe der mittleren Effektzeit – als Maß für die „Einheitlichkeit" des Reaktionsverhaltens der Individuen innerhalb eines Versuchs herangezogen werden. Da innerhalb einer Versuchsreihe (= verschiedene Applikationsorte innerhalb einer Insektenart) Homogenität des Versuchstiermaterials durch zufallsmäßige Auswahl der Versuchstiere als erreicht angesehen werden darf, sind Streuungsunterschiede auf den Einfluß von Applikationsart bzw. -ort zurückzuführen.

Tabelle 1

	Mittlere Sterbezeit in Minuten $\bar{t}$	Standardabweichung (Streuung s)	Zahl der Versuchstiere (n)
Phormia regina			
Mesonotum	439,2	232,6	15
Flügel	168,0	73,1	15
Depositverfahren	29,8	12,7	20
Abd.-Sternite	283,0	130,9	20
Rhyparobia madera			
Intersegmentalhaut	52,0	21,3	10
Depositverfahren	118,0	55,8	10
Antennen	171,8	52,0	10
Pronotum	179,2	58,2	12
Geotrupes silvaticus			
Abd.-Tergite	88,0	42,2	10
Pronotum	187,5	90,2	10
Depositverfahren	82,3	27,6	10

In Tabelle 1 sind die Mittelwerte ($\bar{t}$) und Standardabweichungen (s) der Effektzeiten zusammen mit den jeweiligen Versuchstierzahlen (n) zusammengestellt.

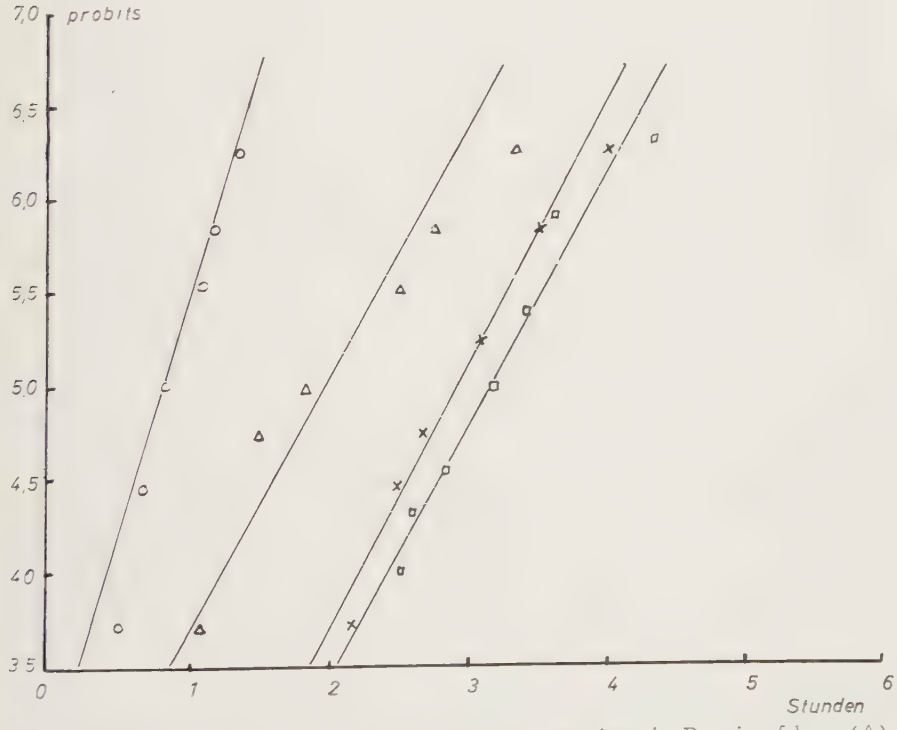


Abb. 5. Zeit-Effekt-Geraden von *Rhyparobia madera* bei Anwendung des Depositverfahrens (△) sowie bei Applikation auf der Intersegmentalhaut (○), den Antennen (×) und dem Pronotum (□)

Es läßt sich bei jeder Insektenart eine durch kleinere oder größere zeitliche Unterschiede gekennzeichnete Reihenfolge der Empfindlichkeiten einzelner Integumentstellen für Gammexaneinwirkung feststellen. Hier lassen sich die Werte des Depositverfahrens trotz der noch zu erwähnenden verstärkten Giftaufnahme einreihen, ohne notwendigerweise (wie z. B. bei *Rhyparobia*) effektmäßig an erster Stelle liegen zu müssen. Der Anstieg der in Abb. 4–6 dargestellten Zeit-Mortalität-Geraden ist umgekehrt proportional der Standardabweichung s der individuellen Effektzeiten. Die aus diesen

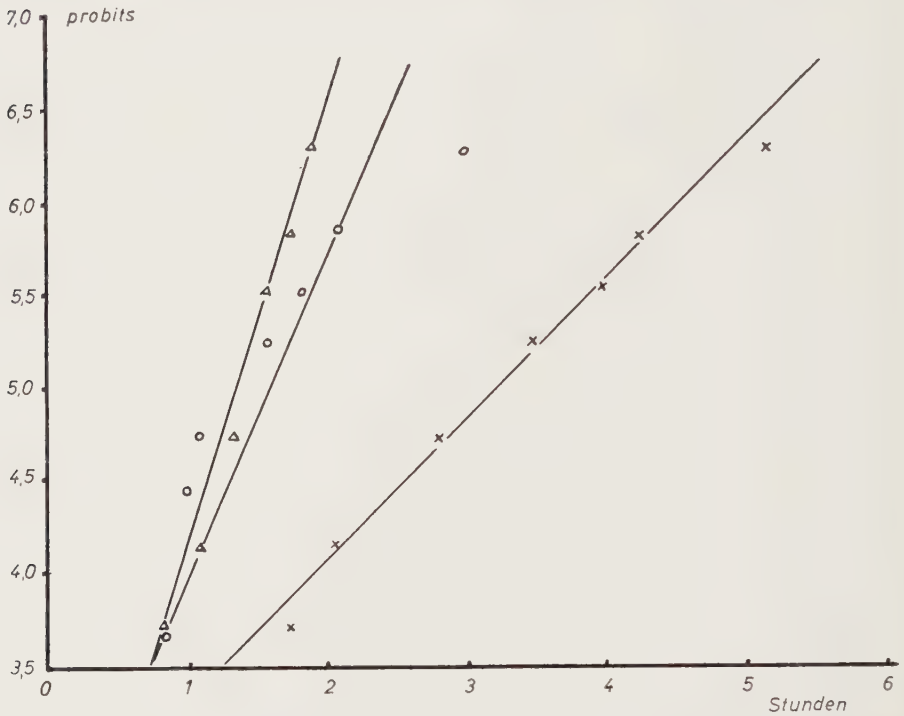


Abb. 6. Zeit-Effekt-Geraden von *Geotrupes silvaticus* bei Anwendung des Desositverfahrens (△) sowie bei Applikation auf den Abdominaltergiten (○) und dem Pronotum (×)

Abbildungen und Tabelle 1 offensichtliche Proportionalität von Standardabweichung s und mittlerer Effektzeit $\bar{t}$ ließe sich z. B. so interpretieren, daß ein (zeitlich und/oder räumlich, im weiteren Sinne dann auch Permeabilitätsbedingungen einschließend) längerer Diffusionsweg nicht nur eine zeitliche Verzögerung eines bestimmten Effekts bedingt, sondern auch eine proportionale Vergrößerung der Streuung (Standardabweichung) dieser Effektzeiten; für gewisse Diffusionsprozesse läßt sich eine zeit- bzw. geschwindigkeitsbedingte Proportionalität von örtlichen „Konzentrations"-Mittelwerten und -Standardabweichungen ableiten.

Daß die Annahme wesentlicher Streuungsunterschiede zwischen den Applikationsorten innerhalb einer Versuchstierart gerechtfertigt ist, zeigen die in Tabelle 2 wiedergegebenen Ergebnisse der als BARTLETT-Tests durchgeführten Streuungsvergleiche.

Tabelle 2

	χ^2	Freiheits-grade (FG)	Überschreitungs-wahrscheinlichkeit (P)
Phormia regina	93,34	3	$P < 0{,}1\,\%$
Rhyparobia madera	8,81	3	$P < 5\,\%$
Geotrupes silvaticus	12,65	2	$P < 1\,\%$

Die Unterschiede können im ganzen als signifikant angesehen werden.

Zum Vergleich der mittleren Effektzeiten ($\bar{t}$) bei den verschiedenen Applikationsorten wurde für jede Tierart eine Varianzanalyse durchgeführt. Wegen der Heterogenität der Varianzen zwischen den Applikationsorten innerhalb einer Art (vgl. Tabelle 2) ist die Anwendung der Varianzanalyse streng genommen zwar nicht ohne weiteres zulässig, doch lassen die dabei erhaltenen, in Tabelle 3 wiedergegebenen Ergebnisse wohl einwandfrei die Annahme signifikanter Unterschiede in den mittleren Effektzeiten zu.

Tabelle 3

Vergleich der mittleren Effektzeiten bei einzelnen Integumentstellen (als Varianzanalyse)

	F	FG_1 zwischen den Applikationsorten	FG_2 binnen der Applikationsorte	P Überschreitungs-wahrscheinlichkeit
Phormia regina	88,30	3	66	$P < 0{,}1\,\%$
Rhyparobia madera	15,51	3	38	$P < 0{,}1\,\%$
Geotrupes silvaticus	38,65	2	27	$P < 0{,}1\,\%$

Diese Ergebnisse führen damit zu dem Schluß, daß die Empfindlichkeit gegen Gammexan bei den untersuchten Arten in starker Abhängigkeit von der Ausbildung des Integuments am Applikationsort steht.

b. Die Permeabilität der Kutikula und die Bedeutung ihrer einzelnen Schichten beim Eintritt von Insektiziden

Die genauen Vorstellungen, die man sich heute über die Permeabilität der Kutikula machen kann, verdanken ihren Ursprung besonders den Untersuchungen von Hurst (1941), Webb und Green (1945) und Beament (1949). Die Insektenkutikula besitzt einen hohen Grad von Asymmetrie, die auf der Assoziation einer äußeren, hydrophoben Lipoidlage (Epikutikula) und dem inneren hydrophilen Protein-Chitin-Komplex beruht. Diese Asymmetrie hat einen erheblichen Effekt auf die Permeabilität der ganzen Kutikula und ist an verschiedenen Insekten abgewandelt durch die relative Verteilung und die physikalischen Eigenschaften der löslichen und unlöslichen Komponenten. Da nach der Entfernung der Epikutikula eines Insekts an diesem eine rasche, fortlaufende Wasserverdunstung bis zur völligen Austrocknung stattfindet, kann geschlossen werden, daß die wässerige Körperflüssigkeit nicht nur durch den ganzen Körper sich ausdehnt und in Kontakt mit der Basis der Wachsschicht sein muß, sondern daß sie frei durch die Kutikula bis zu dieser Schicht diffundieren kann. Die Kutikula stellt daher im wesentlichen ein Zwei-

phasensystem von Wachs und Wasser dar mit einer bestimmten Zwischenfläche zwischen den beiden Lagen. Bei schon voll ausgewachsenen Insekten wurde nach Zerstörung der Wachsschicht deren Erneuerung durch die Kutikula beobachtet, so daß angenommen wird, daß durch die Porenkanäle diese hydrophoben Substanzen die Kutikula passieren können. Die wässerige Phase der Kutikula wird also von lipoiden oder lipophilen Elementen unterbrochen, die strangförmig angeordnet sind. Bei Insektiziden mit lipophilen Eigenschaften – wie etwa DDT, HCC oder Diphenylamin – setzt man somit ein Durchdringen der Kutikula voraus durch Diffusion entweder bis zum Ende der Porenkanäle, in denen der Transport durch das Strömen von Cytoplasma erleichtert wird, oder bis zu den Epidermiszellen unter der Endokutikula. Die Tatsache der minimalen Löslichkeit in Wasser bei Rotenon, DDT und HCC und der Tendenz dieser Insektizide, in der wachsartigen Phase zurückzubleiben, setzt ihre Fähigkeit voraus, in extrem kleiner Quantität zu wirken. Die wässerige Körperflüssigkeit ist allerdings durch den Besitz von freien Öltröpfchen kaum annähernd mit Wasser zu vergleichen. Hier können Lösungsmittel, die sich in beiden Phasen der Kutikula gut lösen, die Schnelligkeit und Intensität der Wirkung stark erhöhen. Wenn gute Bedingungen herrschen, wird nach kürzerer oder längerer Zeit die prozentmäßige Sättigung mit Insektizid am Ort seiner Funktion der prozentmäßigen Sättigung in der Wachsphase nahekommen bis zu einem Gleichgewicht. Das Insekt stirbt, wenn in der Wachsschicht eine genügend hohe Konzentration für eine genügend lange Zeit herrscht. Die hierzu benötigte Konzentration hängt von der Empfindlichkeit der Insekten ab, die individuell sehr verschieden ist. Ein bestimmter Wirkungsschwund wird hierbei immer durch fermentative Entgiftung und Exkretion auftreten.

Man kann demnach – wie dies auch Untersuchungen von Richards (1958) zeigen – die Kutikula nicht als gemeinschaftliche Sperre für eine chemische Verbindung oder ein Insektizid betrachten, sondern als eine Folge von Grenzschichten, von denen jede mit besonderen Molekülarten wirksam ist.

Die Schwierigkeiten, die viele an und für sich stark toxische Substanzen, z.B. DDT, beim Durchdringen der Kutikula ohne das Mitwirken von passenden Lösungsmitteln haben, beruhen meist auf ihrer Unfähigkeit, die Wachsphase zu verlassen und in das darunterliegende wässerige Medium einzutreten. Dies zeigen auch die Untersuchungen von Armstrong (1951) an den vier Isomeren von HCC in Reinsubstanz an *Calandra granaria*. Allein das Gamma-Isomere war in der Lage, schnell durch die wässerige Phase der Kutikula in den Körper einzudringen, während das Delta-Isomere dies trotz größerer Konzentration in der Wachsphase aufgrund seiner Strukturverschiedenheit in der gleichen Zeit nicht annähernd vermochte. Es zeigte sich, daß die Strukturdifferenzen verschiedener Stoffe nicht ohne weiteres eine toxische Wirksamkeit oder Unwirksamkeit an und für sich bedingen, sondern daß die Eigenschaften der Insektenkutikula – insbesondere die Permeabilität – das Versagen vieler Gruppen verursacht. Vor allem für die homogene Kutikula scheint das Eindringen von manchen Insektiziden zumindest in nachweisbarer Form noch nicht überall erwiesen zu sein. So konnte Pfaff (1952) in seinen Untersuchungen mit E 605 an *Periplaneta americana* nur an dünnen Sterniten oder an Stellen mit natürlichen Öffnungen ein Eindringen feststellen, während er das Gift bei Durchlässigkeitsprüfungen der Abdominaltergite nicht nachweisen konnte. Dies mag daran liegen, daß die Versuche nicht an lebenden Insekten stattfanden, denn Lockau

und Lüdicke (1952) wiesen das Eindringen von E 605 und seine Weiterleitung im Insektenkörper mit Hilfe radioaktiven Phosphors nach. Hier wurde das Gift auf das stark sklerotisierte, bezüglich seiner Kutikula völlig homogene Pronotum von lebenden Schaben *(Periplaneta americana)* appliziert.

Diskussion

Aufgrund der Reihenfolge der Effektzeiten bei den Versuchen mit γ-HCC kann man sich die verschiedene Empfindlichkeit der Integumentstellen gut vor Augen führen. Das Depositverfahren kann zeitmäßig als optimal angesehen werden – hier wird das Gift durch die dünnhäutige Tarsenunterseite aufgenommen und kann außerdem durch Putzbewegungen über den ganzen Körper verteilt werden. Nur dort, wo das Gift – wie bei *Rhyparobia* – auf ausgedehnten Intersegmentalhäuten appliziert wird, ist u. U. eine noch schnellere Einwirkung möglich. Im Zusammenhang mit den bei allen Integumentstellen beschriebenen Stärke- und Strukturverhältnissen sowie mit Untersuchungen an anderen Insektiziden erscheint das Zeitverhältnis der Intoxikationsstellen einleuchtend:

Bei *Phormia* zeigt sich am Flügel eine infolge der zahlreichen Sinnesorgane große Empfindlichkeit, während das homogene Mesonotum und die Abdominalsternite erst nach langer Zeit durchdrungen werden. – Bei *Rhyparobia* ist naturgemäß die dünne Intersegmentalhaut wesentlich permeabler als das homogene Pronotum. Auch durch die Antennen mit ihren Chemo- und Tangorezeptoren kann genügend Gift aufgenommen werden, es würde sich nur die Latenzphase zugleich mit dem Abstand der Applikationsstelle vom Kopf ändern. Die steilen Probit-Geraden bei den weichhäutigen Abdominalteilen von *Geotrupes* zeigen, wie stark sich der Schutz der sklerotisierten Elytren bei einer Begiftung auswirkt, die wohl ähnlich wie das starke Pronotum reagieren würden. – Es erscheint wichtig zu betonen, daß das Gammexan als reine Wirksubstanz sehr wohl imstande ist, starke homogene Kutikula in genügender Menge zu durchdringen.

In dieser Arbeit ist besonders die biologische Komponente berücksichtigt worden, die das spezielle Zusammenwirken Insektizid/Integument umfaßt. Hierbei sind trotz der aufgezeigten Reaktionsunterschiede, die hinsichtlich der Stärke und Gestaltung der Kutikula in ihrem gegenseitigen zeitlichen Verhältnis verständlich erscheinen, noch viele Einzelheiten zu klären. So können physikalische Eigenschaften, wie z. B. die Teilchengröße des Giftes, das Substrat und der Trägerstoff Beginn und Anstieg der Probit-Geraden abändern. Hierüber wurde an anderer Stelle ausführlich berichtet (Lüdicke und Pranter, 1958).

Außerdem wirkt allerdings auch die bei den einzelnen Versuchsinsekten oder gar einzelnen Individuen stark ausgeprägte unterschiedliche physiologische Fähigkeit des Organismus mit, die bei Dauerkontakt kontinuierlich zugeführten Giftmengen abzubauen.

Zusammenfassung

An etwa 10 µ dicken, nach der Gefrierschnittmethode hergestellten und mit Azan gefärbten Mikroschnitten wurde das Integument von *Phormia regina, Rhyparobia madera* und *Geotrupes silvaticus* hinsichtlich seiner Stärke- und Schichtverhältnisse an den später einer Begiftung unterzogenen Stellen untersucht.

Neben dem Depositverfahren wurde das Gift bei den Versuchsinsekten an folgenden Körperstellen appliziert:

Phormia: Flügel, ventrales Abdomen, Mesonotum.
Rhyparobia: Intersegmentalhaut, Antennen, Pronotum.
Geotrupes: dorsales Abdomen, Pronotum.

Bezüglich der Giftwirkung von Gammexan konnten bei den untersuchten Insektenarten signifikante Unterschiede in der Insektizidwirkung zwischen den einzelnen Integumentstellen gezeigt werden.

In den Zeit-Effekt-Geraden kommt innerhalb der Insektenarten eine zeitliche Abstufung des Effekts in der obigen Reihenfolge zum Ausdruck.

Signifikante Unterschiede zwischen den Integumentstellen bestehen sowohl für die Mittelwerte wie für die Streuungen der Effektzeiten. Zugleich zeigte sich, daß das Gammexan imstande ist, die homogene Kutikula zu durchdringen.

In der abschließenden Diskussion wird aufgrund der Ergebnisse angenommen, daß einzelne Körperstellen infolge ihrer integumentalen Beschaffenheit den Eintritt von Gammexan weniger stark hemmen. Hierher gehören insbesondere die Flügel von *Phormia* und die Antennen von *Rhyparobia* mit ihren an manchen Stellen gehäuften Sinnesorganen und bei *Rhyparobia* Stellen der Intersegmentalhaut, die im Vergleich mit anderen Integumentstellen dünn und daher permeabler sind.

Ganz allgemein bieten stark sklerotisierte Integumentstellen im Vergleich mit weichhäutigeren dem Insekt mehr Schutz, wie die Versuche mit *Geotrupes* zeigen.

Auf die Bedeutung von physikalischen Faktoren wird hingewiesen.

Summary

The structure of the integument of *Phormia regina, Rhyparobia madera* and *Geotrupes silvaticus* was investigated in the places later to be treated with insecticide, using frozen sections approximately 10 µ thick stained with azan.

The poison was applied to the insects in the following places:

Phormia: wing, ventral abdomen, mesonotum
Rhyparobia: intersegmental membrane, antennae, pronotum
Geotrupes: dorsal abdomen, pronotum.

Significant differences in the effect of 'Gammexane' could be seen in the insects used according to the site of application. For each species, there is a grading in time of effect in the order shown above.

There are significant differences according to the site of application for the mean values as well as the scatter of affect times. At the same time, it is seen that 'Gammexane' is able to penetrate homogenous cuticle.

In the concluding discussion, it is assumed, from the results obtained, that

certain parts of the body, because of the nature of their integument, impede the penetration of the insecticide to a lesser extent. These include the wings of *Phormia* and the antennae of *Rhyparobia* with their numerous sensoria and, in *Rhyparobia*, parts of the integument which are comparatively thin and therefore more permeable.

In general, strongly sclerotized parts of the body provide more protection than membranous parts, as is seen from the tests with *Geotrupes*.

The importance of physical factors is discussed.

Die für die Versuche nötige größere Anzahl von *Rhyparobia madera* wurde freundlicherweise von der Firma C. H. Boehringer Sohn, Ingelheim/Rhein, zur Verfügung gestellt.

Für Beratungen bei der statistischen Auswertung der Versuche sind wir Herrn Dr. R. Wette zu Dank verpflichtet.

Dem Landesgewerbeamt Baden-Württemberg danken wir für eine finanzielle Unterstützung bei der Durchführung der Arbeit.

Literatur

1. Armstrong, G., F. R. Bradbury and H. Standen: The penetration of the insect cuticle bei isomers of HCC. Ann. Appl. Biology **38**, 555–576 (1951).
2. Beament, J. W. L.: The penetration of insect egg shell. Bull. Ent. Research **39**, 467–488 (1949).
3. Bliss, C. I.: The calculation of the time-mortality curve. Ann. Appl. Biol. **24**, 815–825 (1937).
4. Bredenkamp, J.: Zur Kenntnis der Wirkungsweise der Kontaktgifte mit besonderer Berücksichtigung der Permeabilität der Insektenkutikula. Zeitschr. f. angew. Ent. **28**, 519 (1941).
5. David, W. A. L. and B. O. C. Gardiner: Factors influencing the action of dust insecticides. Bull. Ent. Research **41**, 1–61 (1950).
6. Döhring, E.: Das HCC und seine Anwendung auf dem Gebiet der hygienischen Zoologie. Zeitung hyg. Zoologie **37**, 207 (1949).
7. Fraenkel, W. and R. Rudall: A study of the physical and chemical properties of the insect cuticle. Proc. Roy. Soc. **129**, 1–35 (1940).
8. Hadaway, A. B. and E. Barlow: Some physical factors affecting the efficiency of insecticides. Trans. Roy. Soc. Trop. Med. Hyg. **46**, 236–242 (1952).
9. Hurst, H.: Insect cuticle as an asymmetrical membrane. Nature **147**, 388—389 (1941).
10. Kühnelt, W.: Über den Bau des Insektenskeletts. Zoolog. Jahrb. **50** Abt. Anatom. 219–278 (1928).
11. Lockau, S. und M. Lüdicke: Die Darstellung von radioaktivem ^{32}P-0,0-Diäthyl-0, p-nitrophenylmonothiophosphat, seine Aufnahme und Weiterleitung im Insektenkörper. Ztschr. f. Naturforschg. **7b**, 389–397 (1952).
12. Lüdicke, M.: Über die Verteilung des im Raupenstadium aufgenommenen ^{32}P-Dinatriumhydrogenphosphats bei der schlüpfenden Imago von *Vanessa io* L. Ztschr. f. vgl. Physiol. **36**, 508–530 (1954).
13. Lüdicke, M. und W. Pranter: Der Einfluß der Teilchengröße auf die insektizide Wirksamkeit von γ-HCC bei integumentaler Applikation. Ztschr. f. Naturforschg. **13**, 2, 111–119 (1958).
14. Pfaff, W.: Untersuchung über den Aufbau der Insektenkutikula und den Eindringungsmechanismus des Kontaktinsektizides E 605. Höfchen-Briefe, Heft **3**, 93–160 (1952).
15. Quenouille, M. H.: Introductory Statistics. London, Butterworth-Springer LTD (1950).
16. Richards, F. and S. Anderson: Electron microskope studies of insect cuticle. Journ. Morph. **71**, 135–183 (1942).
17. Richards, A. G.: The cuticle of arthropods. Erg. d. Biologie **20**, 1—26 (1958).
18. Riemschneider, R.: Zur Kenntnis der Kontaktinsektizide I. Pharmazie, 2. Beiheft, 1. Erg.Bd. 77–170 (1947).
19. Riemschneider, R.: Zur Kenntnis der Kontaktinsektizide II. Pharmazie, 9. Beiheft, 1. Erg.Bd. 649–800 (1949).
20. Roka, L.: Über den Wirkungsmechanismus der Kontaktinsektizide. Ztschr. f. hyg. Zool. **39**, 14 (1951).

21. Romeis, B.: Taschenbuch der mikroskopischen Technik. München, Verlag R. Oldenbourg (1943).
22. Webb, I. E. and R. A. Green: On the penetration of insecticides through the insect cuticle. Journ. Exp. Biol. **22**, 8–20 (1945).
23. Webb, I. E.: The permeability of insect cuticle. Symposia of the Soc. Of Exper. Biol. **3**, 143–163 (1949).
24. Wiesmann, R.: Die Eintrittspforten des DDT am Insektenkörper. Mitt. d. Schw. Ent. Gesellschaft **22**, 257–291 (1949).
25. Wigglesworth, V. B.: Permeability of insect cuticle. Nature **147**, 116 (1941).
26. Wigglesworth, V. B.: Some notes on integument of insects in relation to the entry of contact insecticides. Bull. Ent. Res. **33**, 205–218 (1942).
27. Zacher, F.: Pulverförmige Bekämpfungsmittel gegen Getreideschädlinge. Die Mühle, Heft 39, 612—623, und Heft 40, 627 (1952).

Aus dem Eurygaster-Forschungsinstitut Diyarbakır/Türkei

Laboratoriums-Untersuchungen zum Vermehrungspotential von *Hadronotus carinatus* Masner i. l.[1] *(Proct. Telen.)*

Von E. Can, Ankara

Mit 1 Abbildung

Nach den Untersuchungen des Eurygaster-Forschungsinstitutes in Diyarbakır ist *Hadronotus carinatus* Masner i. l. ein wirtschaftlich wichtiger Eiparasit der Getreidewanze *Eurygaster integriceps* Put. Unter den von Zwölfer und seinen Mitarbeitern 1958 in den Südost-Vilajeten der Türkei gesammelten und aus *Eurygaster*-Eiern gezüchteten Parasiten stellten Bachmaier und Masner für einzelne Herkünfte eine Mitbeteiligung dieser als *Eurygaster*-parasit bislang unbekannten Art an der allgemeinen Eiparasitierung regelmäßig fest. Da sie hiernach unter Umständen für den praktischen Einsatz bei der biologischen Bekämpfung von *Eurygaster* in Frage kam, regte Prof. Zwölfer die experimentelle Aufhellung einiger Fragen aus der Bionomie dieses Parasiten an, über deren Ergebnis im folgenden kurz berichtet wird.

Wie zahlreiche andere Proctotrupiden überwintert auch *Hadronotus carinatus* als begattetes ♀ unter den Borkenschuppen älterer Bäume verschiedener Art wie *Salix, Platanus, Morus, Eleagnus* u. a. Das zu den folgenden Untersuchungen verwendete Material wurde am 4. 4. 1958 unter Baumrinden in einem Gehölz bei *Sati Köy*, ca. 10 km südöstlich von Diyarbakır, gesammelt und teils unmittelbar, teils als Nachkommen der ersten im Laboratorium an *Eurygaster*-Eiern gezogenen Generationen zu den Versuchen verwendet.

Zur Methode

Zur Zucht der Eiparasiten wurden im Laboratorium täglich frisch abgelegte Eier von *Eurygaster integriceps* Put. benutzt. Insgesamt kamen 262 Gelege zur Verwendung, von denen die Mehrzahl die für *integriceps* charakteristische Eizahl von 14 Stück aufwies. Die Zuchten befanden sich in der Nähe der Fenster, die zur Vermeidung von Kondenswasser-Bildungen in den Zuchtgefäßen durch Sonneneinstrahlung mit Vorhängen abgeschirmt waren.

Als Zuchtgefäße wurden für „Einzelzuchten" mit Glasbatist verschlossene Reagenzgläser benutzt. Bei den „Massenzuchten" kamen runde Kunststoffdosen von 10 cm ⌀ und 3 cm Höhe zur Anwendung, die ebenfalls einseitig mit Glasbatist abgeschlossen waren.

[1] Nach frdl. Auskunft von Dr. Masner, Prag, möglicherweise identisch mit *H. monspeliensis* Picard.

Die Parasiten-Imagines wurden während der Versuchsdauer regelmäßig mit 14%iger Zuckerlösung gefüttert, die ihnen mittels eines Filterpapierstreifens gereicht wurde (Abb. 1).

Die Labortemperaturen lagen während der Laufzeit der Versuche (10. 4.–11. 5. 1958) zwischen 18–24° C. Die relative Luftfeuchtigkeit schwankte zwischen 45–65%. Bei den „Massenzuchten" von *Hadronotus* fand ein einfacher, improvisierter Thermostat Verwendung, der durch Glühlampen beheizt wurde und der die Temperaturen der Zuchtschalen im allgemeinen auf 22–25° C hielt. An wärmeren Tagen stieg die Temperatur in ihnen bis 28° C; während der Nacht, die im Stadtbereich Diyarbakırs zwischen 4–7.30 Uhr morgens einen Ausfall des elekrischen Stromes brachte, sank die Temperatur hier regelmäßig auf ca. 14° C.

Nachkommenzahl

Die in der ersten Nachkommengeneration aus im Laboratorium parasitierten *Eurygaster*eiern gezüchteten ♀♀ und ♂♂ wurden in 2 Versuchsreihen mit insgesamt 16 Einzelversuchen paarweise an je 1–8 frische *Eurygaster*-Gelege gesetzt, um die von 1 begatteten ♀ im Durchschnitt parasitierbare Eizahl von *Eurygaster* zu ermitteln.

Es zeigte sich, daß begattete und gefütterte ♀♀ von *Hadronotus* je ♀ 5 Gelege mit insgesamt mindestens 68 Eiern leicht und regelmäßig parasitieren. Stehen den ♀♀ mehr als 5 Gelege zur Verfügung, so schwankt die Anzahl parasitierter Eier zwischen 68–90 Stück.

Um festzustellen, in welcher zeitlichen Folge die Parasitierung der Eigelege erfolgt, wurden in 2 weiteren Versuchsreihen mit insgesamt 12 Einzelversuchen an 8 aufeinanderfolgenden Tagen je 2 bzw. je 1 *Eurygaster*gelege zu ♂♀ gesetzt.

Bei dieser Versuchsanordnung wurden in den ersten 4 Tagen 5 Gelege restlos parasitiert, bei den später hinzugesetzten Gelegen fand nur partielle Parasitierung statt, wobei 4–8 Eier je Gelege belegt wurden. Die Hauptmasse der Wirtseier wird demnach in den ersten 4 Lebenstagen der begatteten ♀♀ parasitiert. Bei dieser Versuchsanordnung, wobei den ♀♀ die zu parasitierenden Wirtseier nicht auf einmal, sondern in Abständen zur Verfügung standen, erreichte *die Zahl der je ♀ parasitierten Eier 90–105 Stück.*

Um die für die Praxis der Parasitenzucht wichtige Frage zu klären, wieviele Gelege bei *„Massenzuchten"* je ♀ erfolgreich parasitiert werden können, wurden in einer weiteren Versuchsreihe zu 60 frischen *Eurygaster*-Gelegen 10 ♀♀ und 4 ♂♂ gesetzt. Bei dieser Anordnung sind insgesamt 55 Gelege voll parasitiert worden, 5 Gelege lieferten nur *Eurygaster*-Larven. Die Parasitierung der Wirtseier seitens der ♀♀ war hierbei in den ersten 4 Tagen abgeschlossen, die Verfärbung der Eier (Schwärzung), die für die erfolgreiche Parasitierung charakteristisch ist, begann am 5. Tag. Auf 1 ♀ entfielen in der Massenzucht im Durchschnitt 5,5 parasitierte Gelege.

Verhalten unbegatteter ♀♀

Von 6 unbegatteten *Hadronotus* ♀♀, die 1 Tag nach dem Schlüpfen an je 4 frische *Eurygaster*-Gelege gesetzt worden waren, wurde zunächst keines dieser Gelege angegriffen, und aus sämtlichen schlüpften nur Eurygaster-Larven. 2 weitere frische Gelege, die 12 Tage nach Versuchsbeginn diesen einzelgehaltenen ♀♀ vorgesetzt worden waren, wurden von ihnen parasitiert, doch ergab das Zuchtergebnis nur ♂♂. Wie bei anderen Proctotrupiden werden demnach auch hier *von unbegatteten ♀♀ nur ♂ Nachkommen erzeugt.*

Geschlechterverhältnis

Unter der Nachkommenschaft begatteter ♀♀ überwiegt im allgemeinen der ♀♀ Anteil bedeutend. So ergaben die verschiedenen Versuchsreihen folgende Durchschnitts-♀♀-Anteile: 86 %, 90 %, 90,5 %. Nur in 1 Fall lag das Geschlechterverhältnis bei 51 % ♀♀ und 49 % ♂♂. Im Gegensatz hierzu bestand die Nachkommenschaft unbegatteter ♀♀ stets zu 100 % aus ♂♂.

Entwicklungsdauer

Die stark temperaturgebundene Entwicklungsdauer der parasitierten Eier lag bei den anfänglichen Zuchten, die im Temperaturbereich zwischen 18 und 24° C liefen, zwischen 21–31 Tagen. Die ♂♂ der einzelnen Versuchsserien schlüpften jeweils 1–2 Tage vor den ♀♀. So dauerte in einem Versuch die Entwicklung der ♂♂ 21 Tage, jene der ♀♀ in der Hauptmasse 23 Tage. In einer weiteren Versuchsreihe bei vergleichsweise kühleren Temperaturen schlüpften die ♂♂ nach 28 Tagen, die ♀♀ nach 30–31 Tagen (die embryonale Eientwicklung von Eurygaster beanspruchte unter diesen Temperaturbedingungen vergleichsweise 10–12 Tage!).

Bei der „Massenzucht" im improvisierten Thermostaten (Temperaturbereich von 22–25° C) währte die Entwicklungsdauer der ♂♂ 16, die der ♀♀ 17–20 Tage (in diesem Fall betrug die embryonale Entwicklungsdauer der *Eurygaster*-Larven im Gesamtdurchschnitt rund 7 Tage).

Parasitierungsmöglichkeit von Eurygaster-Eiern im Zustand vorgeschrittener Embryonalentwicklung

Zur Prüfung dieser Frage wurden von 8 am 11.4.58 abgesetzten Eurygaster-Gelegen 2 Stück am 15. 4. (also nach 4tägiger Entwicklung) zu 1 begatteten ♀ gesetzt. 2 weitere wurden am 16. 4. (also nach 5tägiger Entwicklung) zu 2 begatteten ♀♀ gesetzt, 2 weitere am 17. 4. (somit nach 6tägiger Entwicklung) zu 2 begatteten ♀♀ und die beiden letzten am 18. 4. (nach 7tägiger Entwicklung) ebenfalls zu 2 begatteten ♀♀.

Bei den Eiern mit 4tägiger Embryonalentwicklung wurden von den insgesamt 28 Eiern der beiden Gelege des Versuchs 25 erfolgreich parasitiert, 3 weitere ergaben *Eurygaster*-Larven. Die Eier mit 5tägiger Embryonalentwicklung ergaben aus 2 Gelegen: 13 Parasiten und 15 *Eurygaster*-Larven.

Aus den beiden Gelegen mit 6tägiger Embryonalentwicklung schlüpften nur 2 Parasiten.

Aus den beiden Gelegen mit 7tägiger Embryonalentwicklung entwickelten sich ausschließlich *Eurygaster*-Larven. –

Wird berücksichtigt, daß die Embryonalentwicklung der *Eurygaster*-Larven bei den während der Versuchszeit herrschenden Temperaturen (18–24° C) rund 12 Tage beträgt, so kann in Rechnung gestellt werden, daß im 1. Versuch $^4/_{12}$ (= $^1/_3$) der Embryonalentwicklung, im 2. Versuch $^5/_{12}$, im 3. Versuch $^6/_{12}$ und im 4. Versuch $^7/_{12}$ der Embryonalentwicklung abgelaufen waren. Man kann daher folgern, daß *im ersten Drittel der Embryonalentwicklung der Eurygaster-Eier die Parasitierung durch Hadronotus carinatus im großen und ganzen gesehen noch voll gelingt.* Späterhin nimmt die Parasitierungsmöglichkeit rasch ab. Nach Ablauf der ersten Hälfte der Embryonal-

entwicklung ist bei (lebenden) *Eurygaster*-Eiern die erfolgreiche Parasitierung durch *Hadronotus* nicht mehr möglich.

Äußerlich gesehen sind diese verschiedenen Zeitabschnitte der Embryonalentwicklung der *Eurygaster*-Eier durch folgende Verfärbungen gekennzeichnet: Bei 1/3 der abgelaufenen Entwicklung machen sich schwärzliche Flecke an den noch grünen Eiern bemerkbar. Bei 5/12 der abgelaufenen Entwicklung erscheinen die ersten Andeutungen roter Strichzeichnungen der künftigen Kopfkapsel des Embryos. Nach Ablauf von 6/12 und mehr der Embryonalentwicklung ist diese rote Strichzeichnung deutlich ausgeprägt.

Zusammenfassung

1. Um höchstmögliche Parasitierung der Eier von *Eurygaster integriceps* Put. durch *Hadronotus carinatus* Masner zu erzielen, ist frisch abgesetztes Wirtsei-Material zur Zucht und tägliche Fütterung der Wespen mit wäßriger Zuckerlösung (14 %) zu empfehlen.

2. Von begatteten *Hadronotus carinatus* ♀♀ wird die Hauptmasse der Wirtseier in den ersten 4 Lebenstagen parasitiert. Stehen den ♀♀ gleichzeitig zahlreiche Wirtsgelege zur Verfügung, dann werden je ♀ mindestens 68 Eier (Maximum 90 Eier) parasitiert. Stehen die Wirtseigelege im zeitlichen Abstand von 1–2 Tagen zur Verfügung, dann können je ♀ 86–107 Eier bzw. 6,5–8 Gelege erfolgreich parasitiert werden. Bei Massenzuchten kann je *Hadronotus* ♀ mit 5 parasitierten Wirtseigelegen gerechnet werden.

3. Unter der Nachkommenschaft begatteter ♀♀ überwiegt der ♀-Anteil (ca. 90 % ♀♀). Unbegattete ♀♀ liefern nur männliche Nachkommen.

4. Im Temperaturbereich von 18–24° C beträgt die Entwicklungsdauer parasitierter Eier ca. 21–23 Tage; bei 22–25° C beträgt sie 16–20 Tage.

5. Erfolgreiche Parasitierungsmöglichkeit der Eurygastereier seitens *Hadronotus carinatus* Masner besteht nur im ersten Drittel der normalen Embryonalentwicklungszeit des Wirtseies.

Summary

1. To obtain the highest possible parasitization of eggs of *Eurygaster integriceps* Put. by *Hadronotus carinatus* Masner, freshly laid host eggs are necessary, also daily feeding of the wasps with aqueous sugar solution (14 %).

2. The greater part of the host eggs is parasitized by fertilized *H. carinatus* females in the first four days. If several batches of host eggs are available at the same time, at least 68 (maximum 90) eggs are parasitized by each female. If the host eggs are available at intervals of 1–2 days, then 86–107 eggs, or 6.5–8 batches could be successfully parasitized by each female. In mass rearing each *Hadronotus* female can be reckoned as equivalent to 5 parasitized egg masses.

3. Fertilized females produce mainly (approx. 90 %) females, unfertilized females produce only males.

4. Development of parasitized eggs takes 21–23 days at 18–24° C, 16–20 days at 22–25° C.

5. Successful parasitism of *Eurygaster* eggs by *H. carinatus* is only possible in the first third of the normal development time of the host eggs.

Bienenabteilung der Eidg. milchwirtschaftlichen Versuchsanstalt
Liebefeld – Bern

Über die Ablagerung von Amyloid im Samenblasenepithel der Bienenkönigin (*Apis mellifica* L.♀)

Von W. Fyg, Bern

Mit 3 Abbildungen

Die Bienenkönigin wird in der Regel im Verlaufe der ersten zwei Lebenswochen außerhalb des Stockes im Flug begattet und nimmt dabei normalerweise einen so großen Samenvorrat in ihre Samenblase auf, daß er für die ganze Lebensdauer von 4–5 Jahren ausreicht. Die im Samenbehälter (Abb. 1) dicht gespeicherten Spermien (nach Mackensen und Roberts [1952, 1955] 5–8 Millionen) befinden sich in einem Ruhezustand, d. h. sie sind bewegungslos und werden erst während des Eilegeaktes reaktiviert, wenn sie beim Funktionieren der Samenpumpe in kleinen Schüben das Receptaculum seminis durch den Samenblasengang verlassen, um in der Scheide die durchgleitenden Eier zu befruchten. Nach Flanders (1950, 1956) wird die Stillegung der Samenfäden durch die von ihnen produzierte Kohlensäure und ihre Reaktivierung durch das alkalische Sekret der zwei schlauchförmigen Receptaculardrüsen (Glandulae appendiculares) bewirkt, welche der Samenblase seitlich anliegen und unmittelbar über der Samenpumpe in den Ductus receptaculi einmünden. Obwohl angenommen werden darf, daß der Stoffwechsel der ruhenden Spermien sehr stark herabgesetzt ist, kann man sich kaum vorstellen, daß sie ohne gewisse Ernährung im Körper der Bienenkönigin so erstaunlich lange lebensfähig bleiben. Man fragt sich deshalb unwillkürlich, ob die Receptaculardrüsen oder die Samenblasenwand spezi-

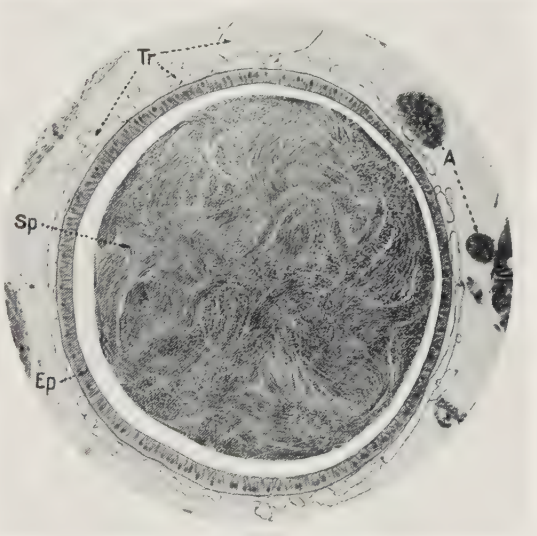


Abb. 1. Schnitt durch die Samenblase einer jungen, normal begatteten Bienenkönigin. Ep = Epithel der Samenblasenwand, Sp = Spermien, Tr = Tracheen, A = Glandulae appendiculares
(Phot. Dr. W. Staub)

fische Stoffe liefern, welche diesem Zwecke dienen. Ich habe versucht mit Hilfe histochemischer Methoden darüber Aufschluß zu erlangen und konnte dabei u. a. feststellen, daß im Samenblasenepithel schon frühzeitig amyloide Stoffe abgelagert werden, deren Menge mit dem fortschreitenden Alter der Königin deutlich zunimmt. Dieser Befund ist nicht nur in physiologischer Hinsicht, sondern auch deshalb von Interesse, weil über das Vorkommen von Amyloid im Insektenkörper bislang nichts bekannt war (Steinhaus, 1949).

Amyloid ist ein Glykoproteid, dessen charakteristischer Bestandteil ein Schwefelester eines Polysaccharides zu sein scheint (Gomori, 1953). Es handelt sich dabei um eine durchscheinende, wachsartig glänzende Substanz, die beim Menschen und den höheren Tieren hauptsächlich im Anschluß an chronische Krankheiten und im Alter als Folge von Stoffwechselstörungen in den verschiedensten Organen abgelagert wird. Amyloid ist in Wasser, Alkohol, Äther und in verdünnten Säuren unlöslich und dadurch gekennzeichnet, daß es sich mit Jod mahagonibraun, mit Jodschwefelsäure blau oder violett und mit bestimmten Anilinfarben (Methyl- oder Gentianaviolett, Jodgrün, polychromes Methylenblau) metachromatisch rot färbt. Von den optisch ähnlichen Hyalinen und dem Glykogen unterscheidet sich das Amyloid durch sein Verhalten gegenüber Jodschwefelsäure.

Die Samenblasenwand der Bienenkönigin (Abb. 1 und Abb. 2a) ist sehr einfach gebaut und entbehrt muskulöser Elemente. Sie besteht lediglich aus einem einschichtigen Epithel (Ep) mit ziemlich dicker Cuticula (Cu), dessen Kerne (K) ungefähr auf gleicher Höhe liegen. Nach außen bilden die Epithelzellen eine dünne, zusammenhängende Basalmembran (Bm), an welche ein oberflächliches, auffallend dichtes Tracheennetz (Tr) lose angeheftet ist. In lebensfrischem Zustand läßt sich dieses zierliche Luftröhrennetz wie eine Hülle mühelos von der eigentlichen, glasklaren Samenblasenwand abziehen. Bei jungen Königinnen zeigen die Zellen des Samenblasenepithels in Schnittpräparaten eine feinfaserige Plasmastruktur. Die Kerne besitzen eine deutliche Membran und enthalten eher spärlich Chromatin.

Schon nach dem ersten Lebensjahr treten im Protoplasma der Epithelzellen und zwar vornehmlich in unmittelbarer Nähe der Kerne kleine, rundliche oder ovale Körperchen auf (Abb. 2a, Amy), die alle in gut sichtbaren Vakuolen liegen; sie sind farblos, hyalin und etwa 1–3 μ groß. Mit fortschreitendem Alter der Königinnen nimmt die Zahl und Größe dieser Gebilde rasch zu (Abb. 2b und Abb. 2c, Amy). Da sie auch im nicht fixierten, d. h. lebensfrisch untersuchten Samenblasenepithel dank ihrer Lichtbrechung ohne Färbung leicht festzustellen sind, kann es sich nicht um Artefakte handeln. Neben rundlichen Körperchen mit einem Durchmesser von 3–6 μ treten vielfach ebensolche, aber polymorphe Gebilde auf, die eine Größe von 7–11 μ erreichen und offenbar durch Agglomeration entstehen; oft liegen nämlich zwei oder drei, noch deutlich getrennte Körperchen bereits in einer gemeinsamen Vakuole. Mit der Zunahme der Einschlüsse verliert das Plasma der Epithelzellen über den Kernen seine fibrilläre Struktur und erscheint mehr oder weniger vakuolisiert. Bei mehrjährigen Königinnen findet man die Körperchen in der Regel zu vielen Hunderten im Samenblasenepithel. Vereinzelt kommen sie auch im Bereich der Samenpumpe vor; in den Receptaculardrüsen konnte ich sie bis jetzt dagegen nie beobachten.

Diese hyalinen Gebilde sind mir bei der Untersuchung der zahlreichen Bienenköniginnen, welche unserem Institut im Verlaufe der Jahre von Imkern eingesandt wurden, immer wieder aufgefallen, ohne daß über ihre Natur etwas ausgesagt werden konnte. Die gebräuchlichsten Schnittfärbungen gaben darüber keinen Aufschluß. Mit Böhmerschem Alaunhämatoxylin oder

Weigerts Eisenhämatoxylin tingieren sich die Körperchen beispielsweise nur diffus blau oder blaugrau; gegenüber den meisten Plasmafarbstoffen verhalten sie sich ablehnend. Erst vor kurzem zeigte sich nun beim Studium der Glykogenverteilung im Körper von gesunden und verschiedenartig erkrankten Königinnen, daß sich die fraglichen Körperchen bei Anwendung der Langhansschen Jodprobe (Romeis, 1948) mit Lugolscher Lösung intensiv bräunen und daß sie außerdem eine gewisse Affinität zum Bestschen Carmin besitzen. Nach vorgängiger Fixierung in Carnoys Flüssigkeit färben sie sich damit in Schnittpräparaten allerdings nicht leuchtend rot wie das Glykogen, sondern lediglich hellrot. Sie unterscheiden sich vom Glykogen auch dadurch, daß sie einer ein- bis fünfstündigen Diastasebehandlung bei 37° C widerstehen und intakt bleiben. Unter diesen Umständen lag es nahe, daran zu denken, daß es sich um amyloide Ablagerungen handeln könnte. Die Jodschwefelsäure-Reaktion (Krause, 1926) bestätigte die Richtigkeit dieser Vermutung. Die Amyloidprobe kann sowohl an ganzen, in lebensfrischem Zustand herauspräparierten und vom oberflächlichen Tracheennetz befreiten Samenblasen, als auch an Paraffin- oder Celloidin - Paraffinschnitten ausgeführt werden. Behandelt man die Objekte zunächst mit Lugolscher Lösung (nicht fixierte Totalpräparate 10 bis 15 Minuten; Schnitte 30 bis 60 Minuten) und sodann nach kurzem Auswaschen in destilliertem Wasser mit Salz- oder Schwefelsäure, so tritt an den hyalinen Gebilden die typische Amyloidreaktion ein. Beim Zusatz von verdünnter oder konzentrierter Salzsäure nehmen die von der Jodjodkaliumlösung stark gebräunten Körperchen im Samenblasenepithel eine leuchtend blaue oder blaugraue und beim Zusatz von Schwefelsäure eine blau- bis schwarzviolette Farbe an, die leider nicht haltbar ist. In beiden Fäl-

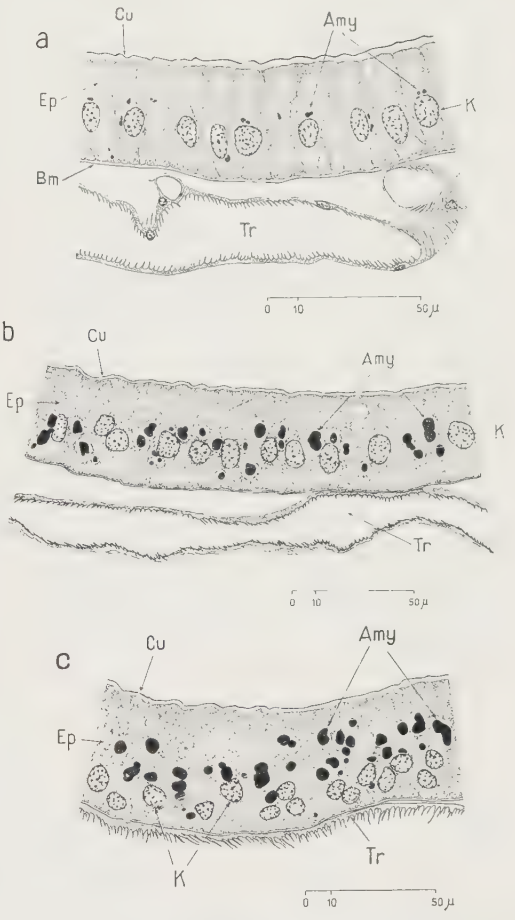


Abb. 2. Amyloid-Ablagerung im Samenblasenepithel der Bienenkönigin. Schnitt durch die Samenblasenwand einer einjährigen (a), einer zweijährigen (b) und einer vierjährigen (c) Königin (Originalzeichnungen des Verfassers). Ep = Epithel, K = Kerne der Epithelzellen, Cu = Cuticula, Bm = Basalmembran, Amy = Amyloid, Tr = Tracheen

len zeigen viele Körperchen eine konzentrische Schichtung und erinnern in dieser Hinsicht an manche Corpora amylacea, wie sie beim alternden Menschen in verschiedenen Organen, beispielsweise im Ependym des Zentralnervensyms vorkommen.

Die Amyloidablagerung im Samenblasenepithel, die nach meinen langjährigen Beobachtungen bei gesunden und kranken Königinnen in gleicher Weise und progressiv erfolgt, besagt leider über die normalen Stoffwechselvorgänge in diesem Gewebe nicht viel. Sie verdient aber im Zusammenhang mit der altersbedingten Drohnenbrütigkeit ein besonderes Interesse. Bekanntlich wird jede begattete Bienenkönigin im Alter früher oder später greisenbrütig. Das äußert sich nicht nur in einer raschen Abnahme der Eiproduktion, sondern vor allem auch darin, daß die Königin mehr und mehr Drohnen statt Arbeitsbienen erzeugt, weil sie nicht mehr alle Eier zu besamen vermag. In Imkerkreisen wird diese Erscheinung ganz allgemein mit einer Erschöpfung des Samenvorrates erklärt. Untersucht man die Samenblasen von greisenbrütigen Königinnen, so erweisen sie sich jedoch keineswegs als leer; in weitaus den meisten Fällen enthalten sie vielmehr noch einen ansehnlichen Samenrest. Beim Zusatz von physiologischer Kochsalz-oder Ringerlösung bleiben die restlichen Spermien allerdings zum Unterschied von normalen Samenfäden in der Regel unbeweglich; sie sind sichtlich entartet und größtenteils in charakteristischer Weise zu sogenannten „Ringelsamen" (Abb. 3) aufgerollt, wie man sie auch sehr häufig bei den krankhaft drohnenbrütigen Bienenköniginnen findet (Fyg, 1941, 1948, 1954, 1957). Die Vermutung liegt natürlich nahe, daß die Spermienschädigung, welche bei greisenbrütigen Königinnen oft schon ziemlich lange vor der gänzlichen Erschöpfung des Samenvorrates zu beobachten ist, irgendwie mit der amyloiden Entartung des Samenblasenepithels in ursächlicher Beziehung steht. Es ist sehr wohl möglich, daß sich die Lebensbedingungen für die im Receptaculum seminis aufgespeicherten Samenfäden parallel mit der fortschreitenden Amyloidablagerung in der Samenblasenwand derart verschlechtern, daß die Spermien schließlich degenerieren. Nach meinen Beobachtungen halte ich es nicht für ausgeschlossen, daß diese Amyloidbildung im Samenblasenepithel aus unbekannten Gründen gar nicht so selten beschleunigt erfolgt und eine vorzeitige Drohnenbrütigkeit bewirkt. Jedenfalls dürfte es sich in Zukunft lohnen, bei der diagnostischen Untersuchung von normal begatteten, aber frühzeitig drohnenbrütig gewordenen Bienenköniginnen auch an diese Möglich-

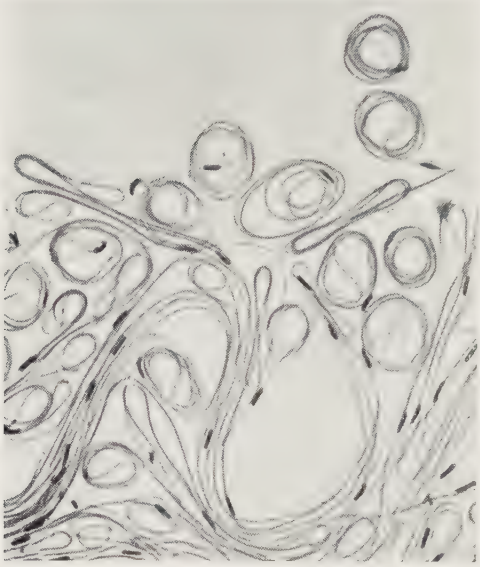


Abb. 3. „Ringelsamen aus der Samenblase einer drohnenbrütigen Bienenkönigin (stark vergrößert) (Phot. Dr. W. Staub)

keit zu denken und die ursächlich unklaren Fälle gerade in dieser Richtung gründlich zu prüfen.

Zusammenfassung

Im Cyptoplasma des Samenblasenepithels der Bienenkönigin treten schon frühzeitig eigenartige, hyaline Körperchen auf, deren Zahl und Größe mit fortschreitendem Alter rasch zunehmen. Mit Hilfe histochemischer Methoden konnte nachgewiesen werden, daß diese Gebilde aus Amyloid bestehen. Diese amyloide Entartung des Samenblasenepithels, die erstmalig bei einem Insekt festgestellt wurde, spielt möglicherweise bei der vorzeitigen und der altersbedingten Drohnenbrütigkeit der begatteten Bienenköniginnen eine wesentliche Rolle.

Résumé

Dans le cytoplasme du tissu épithélial de la vésicule séminale de la reine apparaissent, tôt déjà, de singuliers corpuscules hyalins, dont le nombre et la grandeur augmentent rapidement avec l'âge. A l'aide de méthodes histochimiques, on a pu prouver que ces formations se composent d'amyloïdes. Cette dégénérescence amyloïde du tissu épithélial de la vésicule séminale, qui fut découverte la première fois chez un insecte, joue éventuellement un rôle important dans l'état bourdonneux prématuré et conditionné par l'âge des reines fécondées.

Summary

The cytoplasm of the spermathecal epithelium of the queen honeybee shows already quite early particular hyaline corpuscles, that grow with progressing age very quickly in number and size. By means of histochemical reactions could be profed that these formations consist of amyloid. This amyloid degeneration of the spermathecal epithelium – disclosed for the first time at an insect – may possibly be of essential importance for the premature and due to age drone-laying of mated queens.

Literatur

Flanders, S. E.: Control of sex in the honeybee. Sci. Monthly, **71** (4): 237–240 (1950).
— The mechanisms of sex-ratio regulation in the (parasitic) Hymenoptera. Insectes sociaux, **3** (2): 325–334 (1956).
Fyg, W.: Gibt es eine krankhafte Drohnenbrütigkeit bei begatteten Bienenköniginnen? Schweiz. Bztg., **64** (12): 581–588 (1941).
— Über die krankhafte Drohnenbrütigkeit der Bienenkönigin und ihre Ursache. Schweiz. Bztg., **71** (12): 520–529 (1948).
— Die krankhafte Drohnenbrütigkeit der Bienenkönigin. XV. Intern. Bienenzüchterkongreß, Kopenhagen, Verh.-Berichte (1954).
— Über die verschiedenen Ursachen der Drohnenbrütigkeit. Schweiz. Bztg., **80** (4): 154–157; (5): 187–192 (1957).
Gomori, G.: Microscopic Histochemistry. Univ. of Chicago Press, Sec. Impr., Chikago (1953).

Krause, R.: Enzyklopädie der mikroskopischen Technik. 3. Aufl., Verlag Urban & Schwarzenberg, Berlin–Wien (1926).
Mackensen, O. and Roberts, W. C.: Breeding Bees. The Yearbook of Agriculture, U.S.-Dep. of Agric., Washington, 122–131 (1952).
Mackensen, O.: Experiments in the technique of artificial insemination of queen bees. J. Econ. Entomol., **48** (4): 418–421 (1955).
Romeis, B.: Mikroskopische Technik. 15. Auflage, Leibniz Verlag, München (1948).
Steinhaus, E. A.: Principles of Insect Pathology. 1. ed., McGraw-Hill Book Comp., New York–London (1949).

Biologische Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft,
Institut für biologische Schädlingsbekämpfung, Darmstadt

Wundinfektionen bei Raupen von *Malacosoma neustria* (L.) durch *Penicillium brevi-compactum* Dierckx

Von E. Müller-Kögler und A. Huger

Mit 5 Abbildungen

Einleitung

Verwundungen des Integuments von Insektenlarven werden normalerweise durch einen Gerinnungspfropf aus Hämolymphe und sich ansammelnden Blutzellen geschlossen. In ihm kommt es unter Einwirkung von Sauerstoff und Tyrosinase zur Melaninbildung. Später wird – meist im Zusammenhang mit der nächsten Häutung – die Kontinuität der Epidermiszellen wieder hergestellt. Sie bilden an der Wundstelle eine neue Kutikula. Dieser Heilungsvorgang (vgl. Weber 1933; Wigglesworth 1953) wird manchmal durch Wundparasiten gestört. Bis vor kurzem hat man solchen Wundinfektionen nur wenig Beachtung geschenkt.

Nachstehend seien einige Beispiele speziell für die Verkettung von Wunden und Pilzinfektionen bei Insekten angeführt. So isolierte Burnside (1930) *Penicillium* sp. von der Wunde einer Biene (*Apis mellifera* L.); er konnte mit dem für diesen Wirt sonst apathogenen Pilz Bienen infizieren, wenn die Infektionen mittels Nadelstichwunden erfolgten. Vago (1956) schildert Versuche mit verschiedenen Pilzen und verwundeten Raupen von *Bombyx mori* (L.). Mit *Fusarium moniliforme* Sheldon ließen sich Raupen von *Pyrausta nubilalis* (Hbn.) nach Integumentverletzung leichter infizieren als ohne solche (Vago 1958). Allerdings bekamen Fox und Jaques (1958) bei Versuchen mit *Metarrhizium anisopliae* (Metsch.) Sorok. und Larven von *Agriotes sputator* (L.) keine höhere Infektionsrate, wenn sie die Tiere durch Nadelstiche verletzten. Auf die Beziehungen zwischen Wunden und Verpilzungen bei Engerlingen von *Melolontha melolontha* (L.) machten Hurpin und Vago (1958) aufmerksam. Kürzlich zeigte Jolly (1959), daß das für Insekten sonst nicht als pathogen bekannte *Trichothecium roseum* Link ex Fr. bei verletzten Seidenraupen *(B. mori)* zu tödlicher Verpilzung führt. – Prinzipiell können Verwundungen 1. die Infektionsrate von Pilzen, die auch bei intaktem Integument pathogen sind, erhöhen; 2. solchen pathogenen Pilzen unter sonst ungenügenden Luftfeuchtigkeiten doch noch Infektionen ermöglichen; 3. Organismen pathogen werden lassen, die bei intaktem Integument apathogen sind (Vago 1956).

Hinsichtlich der Insektenmykosen, die durch rein saprophytische Pilze über Wunden hervorgerufen werden, ist also nur wenig bekannt; dabei ist aber auch ihr Auftreten in Zuchten oder Freilandpopulationen von erheblichem, theoretischem wie praktischem Interesse. Als daher in Zuchten des Ringelspinners, *Malacosoma neustria* (L.), kurz nacheinander 3 Raupen durch eine eigentümliche, wohl wundbedingte Verpilzung auffielen und eingingen, schien es uns richtig, diese Zufallsbeobachtung durch Untersuchung und Versuch zu erweitern[1].

[1] Für die Überlassung von Material danken wir den Kollegen am Institut, Herrn Dr. A. Krieg und Herrn cand. rer. nat. W. Laux, für technische Hilfe Frau M. Best. Die Arbeiten wurden von der Deutschen Forschungsgemeinschaft unterstützt.

Symptome

Die erwähnten Raupen (L_3) zeigten äußerlich in Körpermitte oder im letzten Körperdrittel lokal verpilzte Stellen, die etwa 2–3 mm breit annähernd ringförmig den Körper umgriffen. Diese Myzelpolster waren schon vor dem Tod der Tiere vorhanden. Abb. 1 zeigt eine moribunde Raupe, bei der nur noch das Vorderende reaktionsfähig war. Im Verlauf der nächsten 4 Stunden ließ die Reaktionsfähigkeit fast völlig nach. – Der Körper der moribunden und frischtoten Tiere war unverfärbt und bei verminderter Turgeszenz etwas zusammengefallen. Dies änderte sich bei zufällig und absichtlich infizierten Raupen auch nicht nach Einlegen in feuchte Kammern. Es kommt also hier postmortal nicht zu einem voluminösen Pilzwachstum im Körperinnern wie oft bei den ausgesprochen insektenpathogenen Arten, bei denen die verminderte Turgeszenz des Tieres zur Zeit des Todes in der Folgezeit wieder zunimmt.

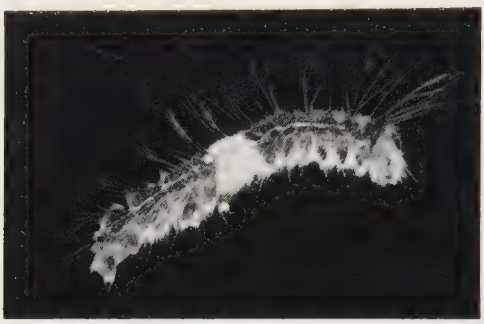


Abb. 1. Durch *Penicillium brevi-compactum* Dierckx verpilzte moribunde L_3 von *Malacosoma neustria* (L.) mit gürtelförmigem Pilzrasen an der Wundstelle. 3 : 1 (Phot. E. Müller-Kögler)

Beobachtungen und Versuche

Mikroskopische Kontrollen und Abimpfungen auf Nährboden ließen erkennen, daß die Verpilzung bei allen drei spontan erkrankten Tieren durch den gleichen Pilz, *Penicillium brevi-compactum* Dierckx[2], bedingt war. Herrn Dr. C. R. Benjamin, Peoria/Ill., gebührt auch an dieser Stelle unser Dank für die Bestimmung des Pilzes. Da diese Art unseres Wissens nicht als insektenpathogen bekannt ist, nahmen wir in Anbetracht der äußerlich lokalen Verpilzung an, daß der Erreger als Wundparasit Zugang zum Körperinneren gefunden und so schließlich den Tod verursacht habe. Diese Annahme ließ sich durch histopathologische Untersuchungen und durch Versuche sichern.

a. Histopathologie

Zur histopathologischen Untersuchung wurden verpilzte, moribunde Raupen in Bouin-Duboscq-Brasil fixiert und nach der aufsteigenden Alkoholreihe über Methylbenzoat und Benzol in Paraffin eingebettet. Die Färbung der 8 μ dicken Schnittserien erfolgte mit saurem Hämalaun-Mayer und Hämatoxylin-Heidenhain, die Gegenfärbung mit Eosin.

Der als Wundverschluß ausgebildete Gerinnungspfropf unterscheidet sich bei der histologischen Untersuchung pilzinfizierter Raupen als strukturloser

[2] Synonyme für *P. brevi-compactum* sind wahrscheinlich: *Penicillium crassum* Sopp, *P. bialowiezense* Zaleski, *P. hagemi* Zaleski, *P. patris-mei* Zaleski, *P. szaferi* Zaleski (vgl. Raper und Thom 1949).

Klumpen sehr auffällig von den übrigen Körpergeweben (Abb. 2). Er weist in seiner stark melanisierten äußeren Zone ein dichtes Hyphengeflecht auf. Davon ausgehend entwickelt sich das makroskopisch sichtbare Pilzpolster bzw. der Pilzgürtel auf dem Integument. Der Pilz bildet hier Massen von mehr oder minder senkrecht zur Körperoberfläche angeordneten Konidienträgern mit Konidien. Hyphen ziehen durch den Gerinnungspfropf in mäßiger Dichte ins Körperinnere und dürften so den externen Pilzrasen mit Nahrung versorgen.

Die Ausbreitung der Infektion im Wirt erfolgt vom Infektionsherd aus durch progressives Hyphenwachstum nach allen Richtungen hin und nicht,

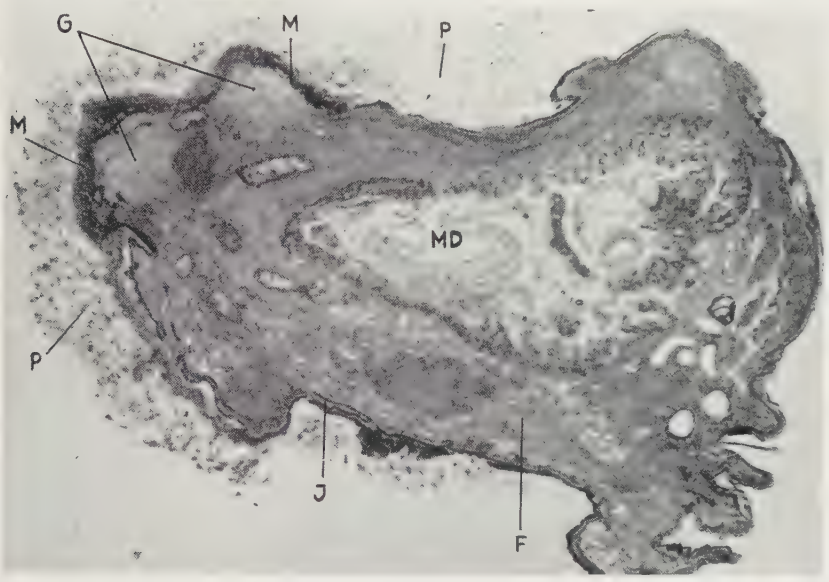


Abb. 2. Querschnitt durch die Wunde einer verpilzten, moribunden L_3. G = Gerinnungspfropf; M = Melaninschicht; P = Pilzgürtel; I = Integument; MD = Mitteldarm; F = verpilzter Fettkörper. 45 : 1 (Phot. A Huger)

wie sonst häufig bei insektenpathogenen Pilzen, durch Sproßzellen oder Hyphenkörper. Dieses Verhalten von *P. brevi-compactum* stimmt gut überein mit seiner normalerweise saprophytischen und nicht parasitischen Lebensweise. Das Myzelwachstum ist in den der Wundstelle benachbarten Körpersegmenten am intensivsten. Es schreitet offensichtlich in Richtung auf die Körperenden hin relativ langsam fort, denn selbst moribunde Raupen können z. B. noch unbefallene Thorakal- und Abdominalsegmente neben einem stark verpilzten mittleren Körperabschnitt im Bereich der Wunde aufweisen.

Nach dem Eindringen des Pilzes ins Körperinnere befallen die Hyphen zunächst den Fettkörper, greifen von hier aus aber bald auch auf andere Gewebe, wie Muskeln, Tracheenmatrix und Epidermis über. Die besiedelten Fettkörperlappen werden in kurzer Zeit histolytisch zersetzt, und an ihre Stelle tritt ein dichtes Hyphengeflecht. Wahrscheinlich spielen bei der Histolyse vom Pilz gebildete Enzyme eine Rolle.

Eine besondere Affinität scheint *P. brevi-compactum* außerdem zur Matrix der Tracheenhauptstämme zu besitzen. Die Pilzhyphen vermehren sich

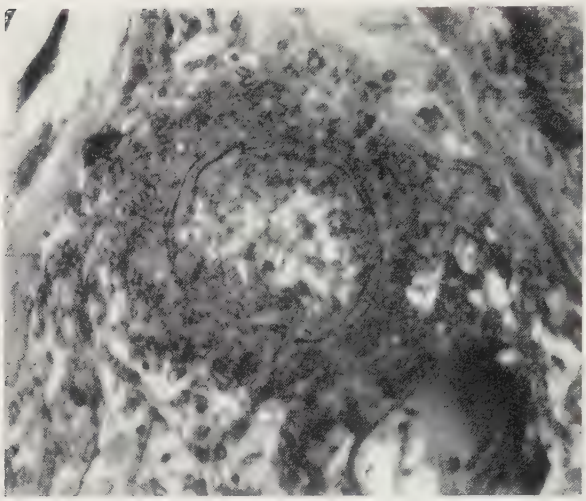


Abb. 3. Querschnitt durch einen Tracheenhauptstamm mit stark verpilzter Tracheenmatrix und Hyphen im Tracheenlumen. 430 : 1 (Phot. A. Huger)

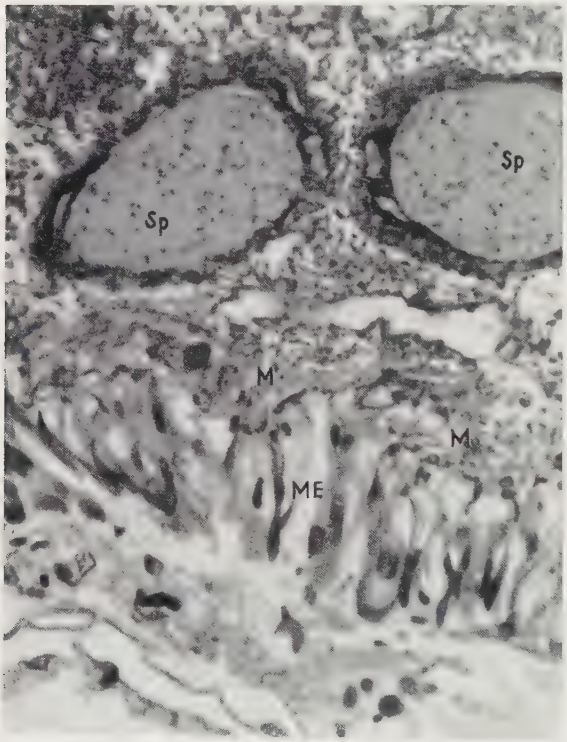


Abb. 4. Querschnitt durch verpilzte Spinndrüsen (Sp), stark verpilzte Muskularis des Mitteldarms (M) und nicht befallenes Mitteldarmepithel (ME) einer moribunden L_3. 270 : 1 (Phot. A. Huger)

in ihr derart, daß sie schließlich einen dichten Belag um die Tracheenrohre bilden. Von allen Seiten dringen die Hyphen auch ins Tracheenlumen vor und füllen dieses schließlich mehr oder minder aus (Abb. 3). Vielleicht findet der Pilz hier infolge der günstigen aeroben Verhältnisse gute Wachstumsbedingungen.

Die Pilzhyphen durchwachsen auch die Spinndrüsenwände, vermehren sich aber im Drüsensekret meist nur mäßig; zudem weisen sie hier in der Regel einen geringeren Durchmesser auf (Abb. 4).

Sehr auffallend ist die Tatsache, daß selbst bei stark befallenen Raupen zur Zeit des Todes die Mitteldarmepithelzellen noch nicht oder kaum verpilzt sind, obgleich die ihnen anliegende Muskularis dicht mit Hyphen besiedelt ist. Nur vereinzelt sind dort in einzelne Epithelzellen kurze Hyphen vorgedrungen, die sich hier aber offenbar infolge Wachstumshemmung nicht weiter entfalten konnten.

Von der Epidermis greift das Myzel auf die Endokutikula über; diese ist regional sogar sehr stark befallen (Abb. 5). Von ihr aus durchwachsen Hyphen an verschiedenen Stellen auch die Exo- und Epikutikula.

Besonders bevorzugte Durchbruchstellen sind dabei die Insertionspunkte der sogenannten echten Haare (Makrotrichia). Der dort jeweils in der Kutikula vorhandene Porus bietet dem Pilz einen bequemen Weg. Durch den Druck der nach außen dringenden Hyphen werden die Haare zuweilen zur Seite gedrückt. Bevor es zum Durchbruch kommt, wachsen die Hyphen meist in den Hohlraum der Haare hinein und füllen diesen aus. Aber auch an anderen Stellen des Integuments, die durch keine erkennbaren Differenzierungen den Austritt begünstigen, wachsen die Hyphen in direkter Richtung durch die Kutikula nach außen, mitunter sogar ohne vorherige Anhäufung an der betreffenden Stelle.

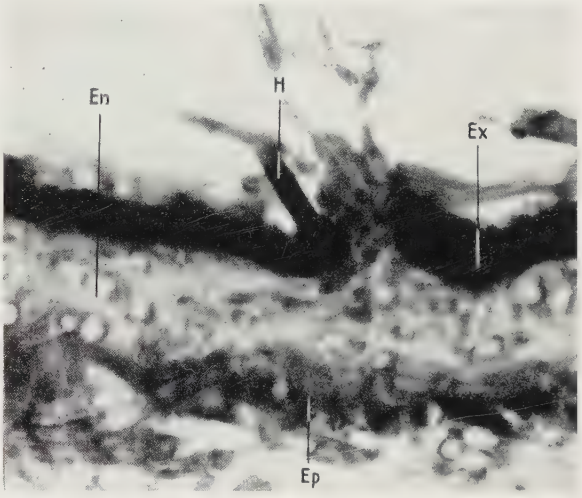


Abb. 5. Von Myzel stark befallenes Integument einer L_3. Durchbruch von Hyphen an die Körperoberfläche am Insertionsporus eines echten Haares (H). Ep = Epidermis; En = Endokutikula; Ex = Exokutikula. 950 : 1 (Phot. A. Huger)

Bei den Mykosen durch obligate Pilzparasiten – diese kommen im Freien praktisch nur auf ihren Wirten vor – ist zur Zeit des Todes das Coelom von Myzel besiedelt (generalisierte Mykose), die Insektenorgane sind aber oft noch unbefallen. Im vorliegenden Falle ist dagegen die Verpilzung durch *P. brevi-compactum* auf eine mehr oder weniger breite Zone beschränkt (lokalisierte Mykose), in der aber bereits zahlreiche Organe von Hyphen durchwachsen sind.

b. Infektionsversuche

Um einen Überblick über Eignung und Virulenz des Pilzes als Wundparasit zu bekommen, wurde ein Infektionsversuch durchgeführt. 20 L_4 und L_5 von *M. neustria* aus Laboratoriumszuchten erhielten dorsolateral in Höhe des ersten Bauchfußpaares unter dem Präpariermikroskop mittels einer Pinzettenschere nach Noyes vorsichtig einen etwa 1 mm langen Schnitt, der nur das Integument verletzte. Die Tiere wurden währenddessen an den Körperenden mit Federpinzetten festgehalten. Aus dem kurzen Einschnitt trat ein kleiner Tropfen Hämolymphe aus. 15 Minuten nach der Verletzung wurde die noch feuchte Wunde mittels eines Pinsels mit Sporen von *P. brevi-compactum* aus einer 5 Tage alten, gut versporten Reinkultur auf Malzextrakt-Pepton-Agar (Biomalz 3 %, Pepton 0,5 %, Agar 3 %) bestrichen. 2 Stunden später, nach völligem Trocknen der Wunde, wurde diese nochmals ebenso behandelt. Zur Kontrolle dienten 20 in gleicher Weise verwundete, aber nicht mit Sporen behandelte, und 20 nicht angeschnittene, aber dorsal in Höhe der Bauchfüße gründlich mit Sporen bepuderte Raupen. Alle Tiere blieben bis zum Trockenwerden der Wunden zunächst 2 Stunden einzeln in trockenen, sterilen Petrischalen. Dann kamen die Raupen einzeln in Petrischalen, die als Futter je 1 Birnenblatt enthielten und zur Erhöhung der Luftfeuchtigkeit auf annähernd 100 % einen nassen Zellstofftupfer. So sollten günstige Bedingungen für das Auskeimen der Pilzsporen geschaffen werden. Nach 48 Stunden wurden die nassen Tupfer aus den Schalen entfernt und diese trocken ausgewischt. Der Versuch

wurde am 25. 6. 1959 angesetzt und zunächst im Thermostat bei 19° C aufgestellt. Die sich zur Verpuppung einspinnenden Raupen kamen in Zimmertemperatur. Die Tiere (zuletzt Falter oder Puppen) wurden bis zum 24. 8. 1959 beobachtet.

Tab. 1 zeigt das Versuchsergebnis. Man sieht, daß unter den gegebenen Bedingungen *P. brevi-compactum* die unverletzten Raupen perkutan nicht infiziert, wohl aber als Wundparasit auftreten kann. Derart führte es zum Tode, hier bei 30% der Raupen. Es wuchs bereits auf der Wunde, die vielleicht vom Körperinnern her etwas feucht gehalten wird, während die Tiere noch am Leben waren. Die Zeit zwischen dem ersten Erscheinen des Pilzes (als weißer „Myzelpunkt") bis zum Tod der Tiere schwankte sehr. Sie betrug 1, 2, 3, 4, 5 oder 7 Tage. Bei diesen Raupen waren vom Zeitpunkt der Infektion bis zum Tode 10, 8, 5, 6, 8 bzw. 10 Tage vergangen. Daraus resultiert

Tabelle 1

Wundinfektionen bei Raupen von *Malacosoma neustria* (L.) mit *Penicillium brevi-compactum* Dierckx

Zahl der Raupen	20	20	20
Behandlung	Wunde mit Sporen bepudert	unverletzt m. Sporen bepudert	Kontrolle, Wunde unbehandelt
Befund			
Durch *Penicillium brevi-compactum* verpilzt	6	–	–
Bei Häutung eingegangen	1	1	1
Polyeder	1	–	–
Mikrosporidien	–	–	1
Tod unbekannter Ursache	–	2	4
Normale Puppen oder Falter	12	17	14

eine mittlere Absterbezeit von 7,8 Tagen, so daß man von einem relativ schnellen Verlauf der wundbedingten Mykose sprechen kann. Zum Zeitpunkt des Todes war das Myzel bei diesen Versuchstieren außen auf der Raupenhaut deutlich sichtbar, polster- bis mehr oder weniger gürtelförmig.

Bei allen verpilzten Raupen ließ sich durch mikroskopische Untersuchung und Kultur der Nachweis erbringen, daß der zur Impfung benutzte Pilz die Mykose und damit den Tod herbeigeführt hatte. Bei den unverletzten, mit Sporen bepuderten, ebenso wie bei den verwundeten, aber nicht mit Sporen behandelten Tieren, fehlten Verpilzungen.

Diskussion

Vago (1956) zeigte an Hand seiner Versuche mit mehreren Pilzen und verwundeten Seidenraupen *(B. mori)*, daß tödliche Wundinfektionen sowohl durch auch sonst für den Wirt pathogene Pilze (z. B. *Beauveria* spp. und *Metarrhizium anisopliae*) als auch durch sonst apathogene (z. B. *Rhizopus nigricans* Ehrenberg, Syn.: *R. niger* Ciagl. et Hew.) zustande kommen können. In letzterem Falle endet also die Verkettung („enchaînement", l. c.) von zwei an sich harmlosen Faktoren – Verwundung und üblicherweise apathogener Pilz – tödlich. Hier lassen die Symptome des Endstadiums die Zusammenhänge vielfach nicht mehr erkennen, und es erscheint rätselhaft, wieso der „harmlose" Pilz zum Tod der Insekten führte. Nach Vago können pilzliche Wundinfektionen je nach Art des Wundparasiten zu

einer generalisierten, mehr oder weniger schnell tödlichen, oder zu einer mehr lokalisierten, unter Umständen langsam tötenden Mykose führen. Beispiele hierzu finden sich auch bei HURPIN und VAGO (1958), die auf die Beziehungen zwischen Wunden und Verpilzungen bei den Engerlingen von *Melolontha melolontha* (L.) eingehen: Über Wunden können die auch sonst für diesen Wirt pathogenen *Beauveria* spp. zu einer schnellen, die gleichfalls auch sonst pathogenen *Spicaria farinosa* (Fr.) Vuill. und *Sp. fumoso-rosea* (Wize) Vassiljevsky zu einer etwas weniger schnellen Verpilzung führen. Die nicht so pathogenen *Aspergillus* spp. verursachen auf diesem Wege generalisierte oder nur lokalisierte, wenn auch tödliche Mykosen. *Fusarium*-Arten bringen sehr langsam verlaufende, mehr örtlich begrenzte Verpilzungen. Auch *Mucor racemosus* Fres. kann als Wundparasit erscheinen. *Penicillium granulatum* Bainier und *P. notatum* Westling schließlich blieben auf die Wunden beschränkt und lösten keine generalisierten Mykosen aus.

Bei einem Vergleich mit diesen Beobachtungen muß man feststellen, daß in unserem Falle das *P. brevi-compactum* zu einer lokalisierten, aber doch relativ schnell tödlichen Erkrankung führte. Von diesem Pilz ist bekannt (RAPER und THOM, 1949), daß er, ebenso wie die übrigen Arten der *Penicillium brevi-compactum*-Gruppe, weit verbreitet vor allem im Boden und auf in Zersetzung begriffenen pflanzlichen Resten vorkommt. Auch scheinen Pilze dieser Gruppe eine gewisse Vorliebe für fleischige Pilze als Habitat zu haben. So mag *P. brevi-compactum* als typisches Beispiel für einen saprophytischen Pilz gelten, der aber dank besonderer Zufälle (Wunden!) zu einem Krankheitserreger bei Insekten werden kann. Vielleicht kommen ihm hierbei antibiotische Eigenschaften (Bildung von Mycophenolsäure; Lit. vgl. RAPER und THOM, l. c.) zugute.

Die Art des z. B. in Zuchten oder Versuchen dominierenden Wundparasiten dürfte von der näheren Umgebung bzw. vom Futter als Einschleppungsquelle für Mikroorganismen abhängen.

Die Voraussetzungen, die es pilzlichen Saprophyten erlauben, über Wunden parasitär zu werden, sind nicht bekannt. Anscheinend besteht auch bei solchen Saprophyten eine unterschiedliche Affinität zum verwundeten Wirt, die sich in Mortalitätsrate und evtl. Absterbezeit kundtut. JOLLY (1959) konnte beispielsweise in seinen Versuchen mit *Trichothecium roseum* und Puppen von *Bombyx mori* in 16 Tagen 90 % Mortalität verzeichnen. VAGO (1956) brachte Raupen von *B. mori* Stich- oder Schnittwunden bei und infizierte nach 30 Min. mit verschiedenen Mikroorganismen. Derart erhielt er mit *Metarrhizium anisopliae* eine generalisierte Mykose bei mehr als 50 % der Tiere. Mit *Beauveria*-Stämmen ergab sich eine etwas geringere, mit *Penicillium granulatum, Rhizopus nigricans* und *Fusarium coeruleum* (Lib.) Sacc. eine deutlich geringere Mortalität. Vergleicht man die mit den insektenpathogenen Stämmen von *M. anisopliae* und *Beauveria* erzielten Mortalitätsraten mit der in unserem Versuch festgestellten pilzbedingten Sterblichkeit von 30 %, so ist die Wirkung von *P. brevi-compactum* als keineswegs unerheblich zu bezeichnen.

Daß andererseits nicht alle saprophytischen Pilze oder auch nur die von einer Gattung sich im Insekt entwickeln können, zeigen z. B. die Versuche von SUSSMAN (1951): Puppen von *Platysamia cecropia* L. gingen nach intracoelomarer Impfung mit Sporen von 5 *Aspergillus*-Arten ein, nach solcher mit Sporen 12 anderer *Aspergillus*-Arten nicht. Eine weitere *Aspergillus*-Art brachte je nach dem benutzten Stamm ein positives oder negatives Infektions-Ergebnis. Nicht pathogen erwiesen sich hier auch einge andere Saprophyten und Pflanzenparasiten aus sonstigen Pilz-Gattungen. Man wird also noch zahlreiche Beobachtungen sammeln müssen, ehe man über die pilzlichen

Wundparasiten von Insekten und speziell über die Eigenschaften, die sie zu solchem Verhalten befähigen, weitere Aussagen machen kann.

Neben den obligat oder fakultativ insektenpathogenen Pilzen (natürlicherweise nur auf dem Insektenwirt vorkommend bzw. saprophytisch lebend, aber auch für Insekten pathogen) gibt es Arten, die nur saprophytisch auf toten Insekten wachsen und unser Interesse fast lediglich aus differentialdiagnostischen Gründen verdienen. Zwischen diese Gruppen sind die Pilze einzureihen, die normalerweise rein saprophytisch leben, nach Verletzungen, d.h. nach Aufhebung der durch das Integument gegebenen Resistenz, aber pathogen werden können. Sie entsprechen den „obligaten Wundparasiten" (vgl. GÄUMANN, 1951), die also unbedingt auf Wunden angewiesen sind. Die „fakultativen Wundparasiten" können dagegen auch auf anderen Infektionswegen ihren Wirt befallen; sie sind bereits mehr oder weniger bekannt. Die Zahl der obligaten pilzlichen Wundparasiten wird demgegenüber bei entsprechenden Untersuchungen laufend zunehmen.

Zusammenfassung

In Zuchten von *Malacosoma neustria* (L.) traten durch *Penicillium brevi-compactum* Dierckx verpilzte Raupen (L_3) auf. Da es sich anscheinend um Wundmykosen handelte, wurden im Infektionsversuch 20 Raupen ($L_4 + L_5$) an artifiziellen Wundstellen mit Sporen des Pilzes aus Reinkultur bepinselt. Bei 30% der Tiere entwickelten sich Verpilzungen, wobei die mittlere Absterbezeit 7,8 Tage betrug. Kontrolltiere zeigten keine Mykosen. Das normalerweise saprophytische *P. brevi-compactum* kann also bei Raupen von *M. neustria* durch die Verkettung („enchaînement") von zwei an sich harmlosen Faktoren (Wunde und Pilz) als Wundparasit relativ schnell zum Tode führen. Die Histopathologie der Erkrankung wird beschrieben.

Summary

On three caterpillars (L_3) of *Malacosoma neustria* (L.) reared in the laboratory we observed a mycosis caused by *Penicillium brevi-compactum* Dierckx. The moribund larvae showed a mycelium, 2–3 mm wide, approximately girdle-like sourrounding the body. Histopathological investigations and infection experiments confirmed the suggestion that these were wound-infections caused by a fungus normally not pathogenic for insects.

The wounds are closed by a coagulation plug, with a mass of hyphae in his exterior strongly melanized part adjoined by the outer layer of the macroscopically visible mycelium. Hyphae grow through the coagulation plug into the body of the larvae. Apparently the infestation spreads relatively slow towards the ends of the body. The hyphae preferably grow in the fat body, muscles, tracheal matrix, epidermis (hypodermis), and endocuticle. It is striking that in moribund caterpillars the muscularis of the midgut is densely infected, whereas the epithelium cells are free or almost free of hyphae. Finally, hyphae grow through the integument in outside direction preferring the insertion-points of the hairs. Contrary to the fungus diseases caused by the typical insect pathogenic fungi which spread in the whole body, here we have the picture of a localized, but also fatal mycosis.

For infection experiments 20 larvae (L_4 and L_5) of *M. neustria* obtained dorsolaterally an incision of 1 mm in the region of the first pair of the abdominal feet. After 15 min. and again after 2 hours, the wounds were contamined with spores of *P. brevi-compactum*. For 48 hours the larvae remained in Petri dishes with a rel. humidity of about 100 per cent. 30 per cent of the larvae died of wound-mycosis, the average time of mortality being 7,8 days. The controls, wounded and uninfected on the one side, not wounded but spore dusted on the other, did not die of mycosis.

Thus the saprophytic *P. brevi-compactum* is able to act as a wound parasite on larvae of *M. neustria*. The synergism ("enchaînement") of two harmless factors (wound and fungus) causes death within a relatively short time.

Literatur

Burnside, C. E.: Fungous diseases of the honeybee. U. S. Dept. Agric. Techn. Bull. No. **149**, 42 pp., 1930.

Fox, J. S. and Jaques, R. P.: Note on the green-muscardine fungus, *Metarrhizium anisopliae* (Metch.) Sor., as a control for wireworms. Canad. Entomologist **90**, 314–315, 1958.

Gäumann, E.: Pflanzliche Infektionslehre. Birkhäuser, Basel. 2. Aufl., 681 pp., 1951.

Hurpin, B. et Vago, C.: Les maladies de hanneton commun (*Melolontha melolontha* L.) (*Col., Scarabaeidae*). Entomophaga **3**, 285–330, 1958.

Jolly, M. S.: Un cas d'enchaînement: Blessure avec infection cryptogamique à *Trichothecium roseum* Link chez le lépidoptère *Bombyx mori* L. Ann. Épiphyties, Paris, **10**, 37–43, 1959.

Raper, K. B. and Thom, Ch.: A manual of the *Penicillia*. Williams & Wilkins Company, Baltimore. 875 pp., 1949.

Sussmann, A. S.: Studies of an insect mycosis. II. Host and pathogen ranges. Mycologia **43**, 423–429, 1951.

Vago, C.: L'enchaînement des maladies chez les insectes. Recherches expérimentales en pathologie comparée. Comiss. Séricicole Int., Édit. spéc., Alès (Gard). 184 pp., 1956 (Auch: Ann. Épiphyties, Paris, **10**, No. hors. sér., 181 pp., 1959).

Vago, C.: Virulence cryptogamique simultanée vis-à-vis d'un végétal et d'un insecte. Compt rend. Acad. Sci., Paris, **247**, 1651–1653, 1958.

Weber, H.: Lehrbuch der Entomologie. G. Fischer, Jena. 726 pp., 1933.

Wigglesworth, V. B.: The principles of insect physiology. Methuen & Co. LTD., London, E. P. Dutton & Co. INC., New York, 5. Edit., 546 pp., 1953.

Aus dem Forstzoologischen Institut der Universität Freiburg/Br.
Direktor: Prof. Dr. E. Merker

Über die Ergebnisse der im Schwarzwald 1958 und 1959 durchgeführten Freilandversuche zur Anlockung von Borkenkäfern mit Lockstoffen

Von Karl-Günther Adlung

Mit 1 Abbildung

Daß Borkenkäfer durch Rindenbastsäfte angelockt werden, wies Merker nach (1). Ohnesorge stellte das gleiche für den Großen Braunen Rüsselkäfer *Hylobius abietis* L. fest (2). Darauf fanden Hesse und Mitarbeiter die für die Anlockung von *Hylobius abietis* L. verantwortlichen Lockstoffe, nämlich Leinölfettsäuren und deren Methylester (3). Kauth und Madel führten damit erfolgreiche Versuche im Hunsrück und Schwarzwald durch. Unsere Untersuchungen lehnten sich an die der letztgenannten Autoren an, die 1955 ebenfalls in dieser Zeitschrift berichteten (4). Über die ersten Ergebnisse unserer Lockversuche an *Ips typographus* L. und *Ips sexdentatus* Boerner im Labor und Freiland konnten wir bereits unterrichten (5). Der Lockstoff, ein Gemisch der Methylester der Leinölfettsäuren, wurde mit dankenswerter Unterstützung von Herrn Dr. Kauth im Anwendungstechnischen Laboratorium der Firma C. H. Boehringer Sohn, Ingelheim/Rhein hergestellt. An dieser Stelle möchten wir nicht versäumen, der Deutschen Forschungsgemeinschaft für die Förderung der Untersuchungen, Herrn Forstmeister Sauer (Schluchsee) und Herrn Revierförster Scholz (Aha) für die Unterstützung zu danken.

Versuchsausführung

Der Lockstoff wurde wie bei den Lockversuchen auf Rüsselkäfer (4) unverdünnt angewandt. Zur Ausbringung diente eine 2–1 Druckluftspritze, wie sie im Pflanzenschutz Verwendung findet. Mit der Spritze wurde der Lockstoff gleichmäßig auf die Rinde der Fangbäume gesprüht. Als Kontrolle bei der Auswertung der Versuche dienten unbehandelte Stämme sowie unbehandelt gelassene Rindenpartien der Fichten. Bei sämtlichen Fangbäumen handelte es sich um Fichten im Alter von 60 bis 80 Jahren. Die Versuche wurden 1958 in einem Fichten-Tannenbestand, untermischt mit wenig Buche, 1000 m ü. N.N., Revier Aha-Süd, Schluchsee, durchgeführt. 1959 legten wir die Versuche in reinem Fichtenbestand, Revier Aha-Süd, 1100 m ü. N.N. an. Während der Ta-Fi-Bestand von 1958 von besserer Bonität ist, stocken die Fi-Bestände, an deren Rändern wir die Fangbäume 1959 auswählten, auf geringem Boden, ehemaligem Waidfeld (Erstaufforstung). Die Bestände in

diesem Aufforstungsgebiet leiden in schneereichen Wintern (1957/58 und 1958/59) stark unter Schneebruch. In beiden Jahren wurde der Lockstoff im zeitigen Frühjahr bei trockenem Wetter nach der Schneeschmelze auf die abgetrockneten Stämme der Fangbäume ausgebracht.

Während es sich 1958 bei sämtlichen Fangbäumen um geworfene Fichten handelte, suchten wir 1959 auf dem beschriebenen Standort auch 7 stehende Fichten aus, die Kronenbruch durch Naßschnee erlitten hatten, und von denen 4 mit Lockstoff besprüht wurden.

1958 und 1959 wurden insgesamt 14 geworfene und 7 stehende Fichten in die Versuche einbezogen. Hierzu gehört auch ein bereits 1957 gelegter Fangbaum, der im September 1957 und Anfang Mai 1958 je einmal mit Lockstoff behandelt wurde.

Auswertung und Ergebnisse an liegenden Fangbäumen

Durch mehrmalige Probeschälungen wurden die Rinden der Fangbäume auf angeflogene und eingebohrte Borkenkäfer untersucht. Dabei zeigte sich, daß in beiden Jahren nur *Ips typographus* angeflogen war. Dies gilt sowohl für behandelte Fangbäume als auch für unbehandelte Kontrollstämme. Die Auswertungen nach der Zahl der Einbohrstellen ergaben, daß die mit Lockstoff besprühten Stämme weitaus stärker befallen waren als unbehandelte (vgl. Abb.). Beim Schälen im Jahre 1958 zeigte sich auch, daß in den sehr kühlen Monaten Mai und Juni der Befall der behandelten Rinden recht stark war, der unbehandelten jedoch wesentlich geringer. Im heißen Juli wurden dann auch die unbehandelten Stämme stärker beflogen, so daß der Befall jetzt hier an den behandelter Rinden herankam. Dies kann damit erklärt werden, daß mit dem starken Ansteigen der Außentemperaturen und der Zunahme der osmotischen Werte in den Bastsäften der Fangbäume das Duftgefälle, das von unbehandelten und behandelten Rinden ausging, für die anfliegenden Käfer etwa gleich groß war, so daß auch beide nahezu im selben Maße angenommen wurden (1). Unbehandelte Bäume blieben in den 1958 sehr kühlen Frühsommer-Wochen praktisch unbefallen (5).

Abb. 1. Zwei abgelöste Rindenstreifen eines behandelten Fangbaumes mit typischem Fraßbild von Ips typographus sowie der Rindenstreifen eines unbehandelten Fangbaumes

Die Auszählungsergebnisse vom Frühsommeranflug 1958 (Auszählung Anfang Juli) sind in Tabelle 1 enthalten. Im Jahre 1959 wurden sämtliche Fangbäume nur nach dem Frühsommeranflug im Juli ausgewertet, da diese aus forstlichen Gründen im Juli aufgearbeitet werden mußten. Auch die Ergebnisse dieses Jahres sind in Tabelle 1 enthalten.

Tabelle 1

***Ips typographus*-Befall an liegenden Fichten, Revier Aha-Süd (Schluchsee)**

Fangbaum Nr. und Datum der Auswertung	Rindenpartie Größe in qcm	Einbohrstellen	Fangbaum Nr. und Datum der Auswertung	Rindenpartie Größe in qcm	Einbohrstellen
	mit Lockstoff behandelt			unbehandelt	
	266	4	1	155	—
1	137	7	Anfang Juli	235	—
Anfang Juli	285	8	1958	280	—
1958	177	6			
	194	3			
2	1 000	6	2	1000	—
Anfang Juli	1 000	14	Anfang Juli	1000	—
1958	1 000	20	1958		
3	1 000	14			
Anfang Juli	1 000	16			
1958	1 200	11			
4	1 000	16			
Anfang Juli	1 000	15			
1958	1 000	36			
	Σ 10 259	176		2670	—
	auf 100 qcm 1,7 Einbohrstellen			auf 100 qcm 0 Einbohrstellen	
	117	5		411	—
5	236	7	3	231	—
Anfang Juli	102	4	Anfang Juli	129	—
1959	340	16	1959	227	1
	326	21		212	—
6	322	17	4	516	1
Anfang Juli	391	14	Anfang Juli	224	—
1959	472	21	1959	196	—
	144	6	5	276	—
7	219	8	Anfang Juli	182	—
Anfang Juli	347	5	1959	348	—
1959	266	14			
	153	6			
			6	98	—
			Anfang Juli	233	—
			1959	280	1
	Σ 3 435	144		3563	3
	auf 100 qcm 4,2 Einbohrstellen			auf 100 qcm 0,08 Einbohrstellen	

Die in der Tabelle 1 zusammengefaßten Ergebnisse zeigen deutlich die Überlegenheit der mit Lockstoff behandelten Fangbäume. Interessant war, daß ein bereits 1957 gelegter Fangbaum, den wir im September 1957 und Anfang Mai 1958 je einmal mit Ester gespritzt hatten, bis zu seiner Schälung im August 1958 fängig blieb. Markierte Stammpartien blieben dabei zur Kontrolle unbehandelt.

Tabelle 2 gibt das Ergebnis der Auszählung von Rindenstücken dieses Stammes im August 1958 wieder.

Das Ergebnis zeigt wieder, daß der Lockstoff die Fangwirkung einer geworfenen Fichte besonders bei niederer Außentemperatur stark vergrößert.

Tabelle 2

Ips typographus-Befall eines 1957 geworfenen Fangbaumes Revier Aha-Süd (Schluchsee), 1000 m ü. N. N.

Rindenpartie je 200 qcm	Einbohrstellen an Rinde mit Lockstoff behandelt		Einbohrstellen an Rinde unbehandelt	
	Mai/Juni 1958	Juli 1958	Mai/Juni 1958	Juli 1958
1	6	2	—	—
2	5	1	—	—
3	4	3	—	2
4	8	2	1	3
5	6	3	2	3
Σ 1000 qcm	29	11	3	8
auf 100 qcm	2,9	1,1	0,3	0,8

Bei höherer Außentemperatur im Hochsommer gleicht sich das Duftgefälle von behandelten und unbehandelten Rindenpartien stärker an, und die Käfer fliegen auch mehr die unbehandelte Rinde an. Zudem wurden in diesem Falle auch die unbehandelten Rindenpartien durch den Duft der benachbarten behandelten Stammteile überdeckt. Die aus größerer Entfernung anfliegenden Käfer der Sommergeneration flogen daher den ganzen Stamm gleichmäßig an.

Auswertung und Ergebnisse an stehenden Fangbäumen

Den im Vorfrühling 1959 mit Lockstoff besprühten Fichten wurden die Rinden zur Auswertung im Juli 1959 entfernt. Es zeigte sich, daß die behandelten Bäume stark durch *Hylurgops glabratus* Zetterst. befallen waren. Starken Anflug durch Nutzholzbohrer, *Xyloterus lineatus* Oliv. wiesen behandelte und unbehandelte Fangbäume auf.

Tabelle 3 gibt das Ergebnis der Auszählung der Einbohrstellen wieder.

Wie bei den Lockversuchen auf *Ips typographus* zeigt sich auch hier eine starke Wirksamkeit der Lockstoffe auf *Hylurgops glabratus*. Bei *Xyloterus lineatus* ergeben sich jedoch keine signifikanten Unterschiede.

Zusammenfassung

Im Hochschwarzwald wurden in den Jahren 1958 und 1959 als Fangbäume geworfene und stehende Fichten mit Kronenbruch mit Lockstoff besprüht. Als Lockstoff diente das Gemisch der Methylester der Leinölfettsäuren. In beiden Jahren wurden die gelegten Fichten sehr stark durch *Ips typographus* aufgesucht. Unbehandelte Fangbäume blieben praktisch unbefallen. Die starke Überlegenheit der behandelten Fangbäume zeigt sich besonders im Frühsommer bei niederer Lufttemperatur. Im heißen Hochsommer gleicht sich der Käferanflug (2. Generation) auf behandelte und unbehandelte Stämme an.

Stehende Fichten mit Kronenbruch wurden nach der Behandlung mit Lockstoff stark durch *Hylurgops glabratus* befallen.

Nach unseren Ergebnissen kann eine Behandlung von Fangbäumen im zeitigen Frühjahr ihre Lockwirksamkeit stark erhöhen. Dies dürfte besonders

Tabelle 3

Befall durch Hylurgops glabratus und Xyloterus lineatus an stehenden Fichten mit Kronenbruch, Revier Aha-Süd (Schluchsee), Auswertung Anfang Juli 1959

Fangbaum mit Lockstoff	Rindenpartie Größe in qcm	Einbohrstellen Hylurgops	Einbohrstellen Xyloterus
	237	6	14
1	241	5	11
	258	6	11
	199	4	8
	316	9	24
2	134	3	6
	163	4	8
	167	4	20
	222	6	17
3	218	5	4
	127	4	3
	192	2	6
	240	5	5
4	281	3	8
	177	7	4
Σ	5698	73	149
auf 100 qcm		1,3 Einbohrstellen	2,6 Einbohrstellen

Fangbaum unbehandelt	Rindenpartie Größe in qcm	Einbohrstellen Hylurgops	Einbohrstellen Xyloterus
	310	—	4
	211	1	3
1	266	—	6
	203	—	4
	251	—	10
	176	1	6
2	259	—	8
	238	—	14
	261	—	6
	327	1	6
3	269	1	11
	192	—	9
	229	—	10
Σ	3192	4	97
auf 100 qcm		0,12 Einbohrstellen	3,1 Einbohrstellen

im Hinblick auf den gefährlichen Frühjahrs- und Frühsommeranflug von *Ips typographus* L. bei den in Mittelgebirgslagen noch recht niedrigen Lufttemperaturen wichtig sein.

Summary

In the high Black Forest, fallen and standing spruces with crown break were sprayed with a mixture of the methyl esters of the linseed oil fatty acids, to act as traps. In both years, they were strongly attacked by *Ips typo-*

graphus whilst untreated trees remained almost unattacked. The great superiority of the treated trees as traps was particularly evident in early summer with the lower air temperatures. In high summer, the flying in of beetles (2nd generation) evened itself out on treated and untreated trunks.

Standing spruces with crown break were strongly attacked by *Hylurgops glabratus* after treatment with the attractant.

Our results show that the treatment of trap trees in early spring can considerably raise their effectiveness. This can be particularly important in connection with the dangerous flying in of beetles in spring and early summer in upland areas where the air temperature is still low.

Literatur

1. Merker, E. (1953): Lockstoffe und Nährstoffe in Wirtspflanzen einiger Waldschädlinge. Allg. Forst-Jagdztg. **124**, 138.
2. Ohnesorge, B. (1953): Der Einfluß von Geruchs- und Geschmacksstoffen auf die Wahl der Fraßpflanzen beim Großen Braunen Rüsselkäfer. Beitr. z. Entom. **3**, H. 3.
3. Hesse, G., H. Kauth und R. Wächter (1955): Fraßlockstoffe beim Fichtenrüsselkäfer *Hylobius abietis* L. Z. ang. Ent. **37** (2): 239.
4. Kauth, H. und W. Madel (1955): Über die Ergebnisse der im Schwarzwald und Hunsrück von 1952 bis 1954 durchgeführten Freilandversuche zur Anlockung des Großen Braunen Fichtenrüsselkäfers, *Hylobius abietis* L., mit Lockstoffen. Z. ang. Ent. **37** (2): 245.
5. Adlung, K. G. (1958): Die Lockwirkung von Methylestern der Leinölfettsäuren auf Borkenkäfer. Naturwiss. **45** (24): 626.

AUTORENREGISTER

A

Adlung 430, 435
Ahlberg 166, 172, 174, 175, 268, 291, 299
Allen 338, 371
Altmann 209, 210
Anders 346
Andersen 207, 210, 249, 254, 265
Annand 151
Anonym 165, 166, 174, 268, 299, 315
Armstrong 406
–, Bradbury, Standen 396, 409
Arnhart 42, 47, 151
Auclair 338
–, Dubreuil 347
–, Maltais 338, 346
Autrum 363

B

Babel 268, 299
Bachmann 292, 294, 299
Baerg 111
Bärner 107
Balachowsky 106
–, Mesnil 262
Balch 107, 110, 359
Baptist 348
Barner 110
Baudys 198, 203
Bauer 56, 58, 222
Beament 395, 405, 409
Becker, G. 66, 68, 71, 78
Becker-Dillingen 236
Beckmann 158
Bender 166, 169, 172, 174, 175, 268, 284, 292, 294, 299
Benjamin 422
Benson 217
Berg 157, 160, 163, 177, 178, 179, 268, 299
Berger 175, 177, 178, 299
Bergmann 12
Betrem 188, 196
Bird 107
Bishara 100, 102, 306, 312
Bliss 409
Blattny u. Mitarb. 268, 299
Blunck 157, 176, 180, 269
Bodenheimer, Schenkin 259, 265
Börner 37, 38, 39, 42, 47, 151
Bolse 208, 210
Bollow 252, 265
Bonnemaison 337, 338, 340, 341
Borchert 252, 265
Borgert 333
Borgmann 151
Bosse 294, 299
Bouček 150
Bradley 361
Brammanis 58
Bramstedt 338, 348
Braun 42, 151, 157
–, Riehm 216
Brauns 115, 116, 151
Bridwell 262
Bredenkamp 395, 409
Bremer 283, 287, 299
Broda 110
Broek, van den, Schenk 165, 174, 292, 299
Brun 190, 196
Bruns 221
Buchner 207, 208, 210
Büchner 210
Büsgen 337, 358
Büttner 50, 58
Buhr 175, 177, 178, 179, 180, 182, 183, 184, 187, 299
Burgeff 339, 370
Burhart 262, 263, 265
–, Brücher 262, 265
Burnett 110
Burnside 421, 429
Bushland, Hopkins 110

C

Can 411
Calmbach 159, 166, 174, 300
Campbell 259, 265
Canzanelli 233, 240, 241, 250, 255, 262
Carter 339, 350, 354
Caspersson 210
Chambers 161, 162, 300
Child 79, 81, 83, 84, 86
Chittenden 262
Cholodkowsky 37, 43, 152
Chopard 12
C. J. L. B. 106, 107
Clancy 154, 156
Clausen 27, 110, 152, 276, 282, 285, 300
Cleave 331
Collins 232, 265
Collyer 123, 124, 152
Commoner, Nehari 339, 345
Cotton 112
Craig 112
Cramer 320, 330
Crebert 251, 253, 265

D

Dahl 129
D'Ans, Lax 362
Davatchi 262, 265
Daviault 255
David 110
–, Gardiner 396, 409
Day, Irzykiewicz 339, 350, 353, 360
Della Beffa 158, 174, 300
Delucchi 344
De Mol 382, 294
Dewey 112
Disqué 175, 177, 218, 300
Dittus 209, 211
Doeckel 175, 176, 177, 178, 179, 180
Döhring 409
Doutt 110
Dreyfus 37
Drilhon, Busnel, Vago 346
Duspiva 338, 348, 350, 362, 366

E

Eckstein 145, 159, 166, 169, 300, 315
Eggebrecht 233, 265
Egle 374, 375
Eidmann 83, 86
Enderlein 152
Engel 184
Enser 359
Enslin 217
Escherich 10, 12, 14, 15, 19, 28, 50, 58, 137, 152, 207, 211, 223, 232
Essig 262, 263, 265
Ewert 292

F

Faes 254, 265, 268, 300
–, Stachelin, Bovey 174, 300
Fahraeus 262, 265
Fenton 262, 265
Ferrière 61, 154, 278, 279, 280, 281, 283, 300

Feytaud 233, 246, 250, 255, 262, 265
Fielde 190, 196
Fife, Frampton 359
Fisk 112
Fischer 14, 202, 203, 339
–, Dörfel 342
Fitting 347, 368
Fjelddalen 63, 65
Flanders 415, 419
Flaschenträger, Jarczyk, Hafez 94, 102, 304, 312
Flemion, Ledbetter, Kelley 338
Forel 85, 188, 196
Fossel 150
Fox, Jaques 421, 429
Fraenkel, Rudall 397, 409
Francini, Lauscher 452
Franz, Niklas 107
Frey 380
Frey-Wyssling 363
Friederichs 50, 58, 106, 214, 258, 265
Frisch, v. 58, 300
Fulmek 14, 121
Fyg 415, 419

G

Gäbler 113, 116, 152
Gäumann 338, 339, 363, 371, 374, 428, 429
–, Naef-Roth 365
Gain 233, 266
Gauss 188, 313, 315, 316
Gebauer 111
Geitler 207, 211
Gerasimov 158, 218, 300
German 244
Giese 61, 65
Girard 262, 266
Giraud 283
Girault 156
Glick, Fischer 380
Goethe 171, 175, 180, 183, 187, 268, 300
Gösswald 194, 195, 196, 339, 373
–, Bier 190, 196
Gomori 380, 416, 419
Gorius 369
Grandi 161, 162, 300
Grassé 79, 86
Günthart 284, 292
Günthart, Hoffmann 174, 175, 269, 275, 292, 294, 295, 300
Guercio, del 43, 152
Gunn 259, 266
–, Cosway 259, 266
Györfi 87, 198, 203
Gyrisco 110

H

Hadaway 409
Hähne 243, 244, 252, 254, 266
Hamann 252
Hamilton 339
Hammad, Jarczyk 306, 312
Hammann 334
Hanno 306, 312
Harris 212, 213
Hartig 60, 65
Harukawa, Yagi 295, 296, 297, 300
Harz 112
Hase 225, 236, 238, 252, 253, 254, 261, 262, 263
Hayes 108
Headlee 247, 255, 256
Heddergott 14, 152, 158, 165, 166, 292, 295, 300, 316
Hardt 259, 260, 266
Hein 49, 58
Heinemann, v. 159, 165, 174, 179, 296, 300
Heinze 335
Helm 165, 268, 292, 300
Henke 56, 58
Henning 115, 152
Henschel 159, 165, 174, 300
Henssen 343
Herford 255
Herfs 212, 333, 334
Hering 158, 160, 161, 162, 166, 175, 177, 178, 179, 180, 182, 183, 185, 186, 187, 286, 300, 301
Hertwig 209, 211
Herter 229, 230, 259, 260, 261, 262, 266
Hesse 333
–, Kauth, Wächter 435
Heyden, v. 187
Hille Ris Lambers 319
Hiltner 166, 301
Hinz 278
Hoffmann 49, 58
Hoffmeyer 152
Hofmann 316
Holmgreen 79, 83, 86, 213
Holz 220
–, Lange 219
Hopkins 112
Horber 238, 240, 243, 252, 256
Houtman 166, 169, 174, 269, 301
Hubault 60, 65
Huber 339, 374, 375
–, Bauer 56, 58, 362
Huffacker 110
Hurzin, Vago 421, 427, 429
Hurst 395, 397, 405, 409

I

Imens 86
Imms 86
McIntosh 112

J

Jahn 107, 152
Jakovlev, Krüger 259, 260, 261, 266
Jany 233, 250, 261
Jarczyk, Hertle 94, 304, 310, 312
–, Flaschenträger 94, 102, 304, 312
Jellison 110
Jolly 421, 427, 429
Johnson 148, 152
Jung 55, 57, 152

K

Kalmus, Ribbands 190, 196
Kalshoven 213, 214
Kaltenbach 165, 174, 179, 301
Kasny 150
Kauth, Madel 430, 435
Kéler 216, 217
Kemmer 157–160, 162, 163, 166, 169–172, 174, 175, 177, 179, 268, 279, 280–283, 291, 292, 293, 296, 301
Kemper 262, 266
Kennedy, Booth 337, 340
–, Mittler 359, 360, 361, 362
–, Stroyan 110
Kennel 15, 145, 152
Kern 363
Killington 120, 121, 122, 152, 154, 156
Kilpatrick 110
Kirchner, v. 159, 166, 174, 175, 189, 292, 301
Klatt 225
Klein-Krautheim 115, 152
Klevenhusen 205, 211
Klimesch 15
Kloft 152, 337, 344, 363, 364, 365, 373, 374
–, Marek 341, 357, 359, 367, 368
King 112
Knipling 108
Koch 209, 211
Körting 223
Kolbe 63, 65
Kosswig 225
Kotte 199, 203, 216
Kovačević 50, 58

Kraemer 369
Kraemer-Koeller 109
Kratochvil, Farsky 152
Krause 417, 420
Kritscher 218
Krollpfeiffer, Schaefer 372
Kühnelt 150, 395, 396, 409
Kunkel 346
Kurdjumov 155, 156
Kuwana, Takochiho 295, 296

L

Laidlow 122, 152
Lakon 286
Lampel 204, 211
Lampert 316
Lanfer 152
Lange 188, 189, 190, 194, 195, 196
Large 110
Larson 233, 240, 266
–, Fisher 234, 240, 243, 246–250, 255, 262, 266
–, Simmons 244, 266
Lawson, Lucas, Hall 339, 354
Leclercq 259, 266
Lefèvre 240, 250
Lindemann 337
Lindinger 107
Lindquist 112
Lindroth 259, 260, 266
Linnaniemi 158, 175, 179, 301
Linné 158, 301
Linskens 339, 342, 343, 349
Lipman 255
Lorenz, Kraus 217
Lowig 262, 266
Lüdicke 401, 409
–, Lockau 396, 406, 409
–, Pranter 398, 407, 409
Lüstner 165, 174, 292, 301

M

Mackensen 420
–, Roberts 415, 420
Madeira 150
Magnan 217
Majernik 198, 199, 203
Maksymow 14
–, Auer 320, 330
Maltais 338
Mansbridge 244, 266
March 110
Marcucci 240, 250, 255
Marek 338, 341, 347, 357, 359
Marlignoni 61, 65
Martini 331, 332, 333
Masner 411
Massee 166, 172, 268, 269, 301
Mathlein 244, 266
Mathur, Sen Sarma 66
Mayer 50, 58, 109
Mayer-Krapoll 50, 58
Mayr 195, 196
–, Linsley, Usinger 197
Mazia, Brewer, Alfert 344
Maziarski 209
Meinecke 207, 211
Menusan 255
Mergler 357
Merker 59, 369, 430, 435
Merz 55, 59
Mesnil 14, 106, 152, 344
Messenger 110
Metcalf 112
–, Flint 262, 266
Mevius 225
Meyer 208, 211
Milovidov 210, 211
Mingaud 232, 262
Mitscherlich, Wittich 56, 59
Moorefield, Fraenkel 347
Mordvilko 152
Morstatt 108
Motas, Zaharesco 157, 158, 159, 162, 168, 169, 170–172, 174, 175, 177, 178, 181, 184, 268, 301
Mühle 317
Müller, F. 79, 81, 82, 83, 86
Müller, F. P. 57, 59, 337, 341, 372
Müller, H. J. 251, 253, 266
Müller, K. 306, 312
Müller, Kögler, Huger 421
Müller, Unger 261, 266

N

Naef-Roth, Reusser 372
Nagasawa 110
Nalepa 134, 152
Neger 60, 65
Nemenz 150
Nessenius 59
Neugebauer 50, 59
Nicholson 110
Nikol'skaya 279, 280, 283, 301
Nixon 278
Noble 27
Nocht 331
Nördlinger 301
Nolte 135, 152, 240, 241, 253, 254
Novitzy 24, 150
Nuorteva 348, 359

O

Obraztov 218
Odar 165, 172, 174, 175, 268, 292, 295, 297, 301
Ohnesorge 50, 59, 430, 435
Oldiges 49, 56, 59
Otten 280, 282, 301

P

Paech-Simonis 370
Paillot 198, 203
Painter 110
Palm 336
Pape 183, 301
Pardee 343
Parker, Smith 276, 301
Parr 346
Patton 112
Petersen 180, 301
Peus 3
Pfaff 396, 397, 400, 406, 409
Pfeifer, Keil 221
Piffl 150
Pirson, Krollpfeiser, Schaefer 343
Poeteren, van 316
Poiseuille 362
Polster 375
Pomeisl 219
Popham, Hall 110
Postner 60, 63, 65, 316
Potter, Way 112
Pranter, Lüdicke 395
Prashad, Sen Sarma 67, 78
Prell 50, 59
Priesner 368
Principé 154, 156
Pringle 217
Pschorn-Walcher 41, 344
–, Zwölfer 113, 152

Q

Quantz 158, 301
Quenouille 409

R

Rajewski 339, 351, 375
Ranojivič 198, 202, 203
Raper, Thom 422, 427, 429
Ratzeburg 49, 59
Rawitscher 337
Razzauti 233, 240, 250, 255
Reh 165, 172, 174, 292, 302
Reich 165, 172, 174, 192, 268, 294, 302
Reichenbach-Klinke 84, 86
Reisch 223

Reitter 262, 266
Remaudière 106
Rensch 195, 197
Richards 112, 396, 406, 409
–, Anderson 409
Richter 187, 302
Riehm, Schwartz 292, 302
Riemschneider 409
Ries 208, 211
Ries-Gersch 208, 211
Ripper 63, 65
Ritzema-Bos 165, 170, 174, 175, 302
Roeder, Weiant 112
Roka 409
Romeis 410, 417, 420
Ronde 49, 59, 324, 330
Ross, Hedicke 318, 319
Rubkov 183, 302
Rüppold 342
Rüttiger 361
Rusell 110
Ruskowski 254, 266
Ruschka 155, 279, 280, 282, 302
–, Fulmek 280, 282, 287, 302

S

Sachtleben 217, 285, 302
Sasaki 295
Saxena 348, 358
Say 262, 266
Schaffnit 106
Schaerffenberg 50, 59
Schairer, Moosmayer 57, 59
Schaucher 220
Schimitschek 10, 11, 42, 152
Schlechtendahl 133, 135, 152
Schmidt, G. 260, 261, 266
Schmidt, H. 8, 79, 83, 86, 485
Schmidt, M. 110, 165, 174, 302
Schmiedeknecht 211
Schmutterer 56, 59, 107
Schneider 157, 166, 174, 268, 302
Schneider-Orelli 37, 170, 185, 186, 187, 297, 302
Schoyen 158, 268, 302
Schremmer 1, 22, 41, 113, 128, 136, 153, 154
Schütze 15, 145, 153, 175, 179, 302
Schulz 179
Schuster, Geissler 370
Schwarz 316
Schwemmer 50, 59
Schwenke 188, 197
Schwerdtfeger 50, 59, 326
Shepard 112
Silvestri 162, 279, 283, 302
Simmons 108
Sinreich 153
Skaife 250, 251, 266
Skala 158, 175, 177, 178, 179, 182, 302
Smith 110
Snodgras 80, 86
Sörensen 349
Sokolov 369
Solomon 227, 232, 239, 244, 266
–, Anderson 244, 266
Sorhagen 165, 174, 175, 177, 178, 302
Soyka 204, 211
Speyer 207, 211, 220, 268
Spuler 145, 159, 218, 295, 296, 302
Stainton 161, 187, 302
Stammer 60, 103, 104, 105, 217, 218, 219
Standfuß 15
Stary 268, 285, 302
Steger 320, 330
Stein 221
Steinberg 339, 345
Steiner, Gruch 223
Steinhaus 109, 416, 420
–, Thompson 107
Stellwaag 166, 175, 177, 268, 302
–, Kittler 56, 59
Steudel, Blaesen 335
Stitz 188, 197
Strobl 28
Strubell 333
Strübing 224
Stumper 193
Sussmann 427, 429
Swatschek 218
Szelémji 61

T

Talhouk 224
Tanada 110
Taschenberg 49, 59, 159, 302
Tauchert 259, 267
Thalenhorst 59, 316
Theobald 158, 159, 165, 172, 174, 175, 185, 187, 268, 292, 302
Thiel 84, 86
Thielmann 153, 320, 330
Thiem 166, 174, 175, 302
Thienemann 49, 59
Thorpe 10, 11, 153
Thomann 15, 153
Tietz 63, 65
Tischler 2, 153
Titschak 333
Tower 285, 302
Tragardh 153
Trägårdh 158, 161, 162, 170, 172, 174, 175, 187, 268, 302, 303
Tschermak 3, 4, 5, 15, 153, 254, 267
Turner 112

U

Ulmann 333
Urbahn 276, 303

V

Vago 421, 426, 427, 429
Vassiljev 250, 254
Vité 61, 65, 135, 153
Völk 56, 59
Vogt 175, 177, 178, 179, 180, 183, 187, 303, 333
Vouté 50, 59
Vukasović 276, 278, 303

W

Wachtendorf 61, 65
Wagner 129, 130, 153
Walter 370
Wanner 380, 381
Wartenberg 361
Webb 395, 410
–, Green 395, 405, 410
Weber 46, 52, 59, 153, 337, 421, 429
Wehrmann 55, 59
Weidner 153, 225
Wellenstein 42, 153, 194, 197
–, Müller 194, 197
Wellington 259, 261, 267
Werner 218
Werth 187, 303
Wiedmann 304, 306, 312, 396, 401, 410
Wiehle 219
Wigglesworth 396, 397, 410, 421, 429
Wilchos 94, 304, 306, 312
–, Bahgat Saig 102
Wilkinson 212
Winteringham, Lebis 110
Withycombe 126, 153
Woit 183, 185, 303
Wolff 223
–, Krausse 303
Wood 187

Y

Yarrow 188, 189, 197

Z

Zachariae 225, 232, 236, 237, 239, 241, 242, 249, 250, 259, 261, 262, 265, 267
Zacher 132, 153, 225, 242, 243, 244, 246, 248, 251, 252, 254, 255, 256, 262, 267, 296, 410
Zaazou 236, 246, 247, 256
Zander 222
Zeidler 339
Zeller 158, 159, 162, 165, 169, 170, 303
Zeuner 108
Ziegler 351, 359, 360, 362, 372, 380
Zimmermann 285, 303
Zoebelein 56, 59, 194, 197, 320
Zöttl 55, 59
Zweigelt 335
Zwölfer, H. 105, 344
Zwölfer, W. 49, 51, 52, 54, 56, 59, 106–112, 216–224, 283, 287, 303, 339, 411
–, Krump 320, 330
–, Mitarb. 60, 65

SACHREGISTER

A

Abies alba Mill. 60, 65, 129, 344
Acanthocoris memoralis F. 285
Acanthoscelides obsoletus Say. 265
– *obtectus* Say. 225, 264, 265, 267
Acarina 219
Acarinen 104, 105
Achrysocharis lyonetiae Ferr. 281, 298
Achrolepia assectella Cell. 341
Acronycta rumicis L. 314, 315
Actia maksymovi Mesnil 14, 15, 142
Adalia bipunctata 41, 127, 143
– *4-maculata* Scop. 127, 144
Adelges cooleyi 122, 152
– *laricis* Vall 5, 7, 29, 30, 31, 33–37, 39, 40, 114, 116, 123, 128, 130, 137, 143, 146, 148, 149, 151
– spec. 34, 35, 36, 37, 40, 41
Adelgidae 3, 6, 29, 41, 48, 113, 114, 118, 124, 129, 130, 140, 145, 147, 149, 151, 152
Adelginae CB. 344
Adelopus 57
Aethanol 346
Aether 416
Agevillea 61, 62, 64
– *abietis* Hubault 60, 64, 316
Agriotes sputator L. 421
Agromyza spec. 281
Ahorn 313
Alanin 345, 347, 368, 380
Alaunhämatoxylin nach Böhner 416
Aleurodidae 122
Alge 379
Alkohol 344, 416, 422
Allium cepa L. 340, 357, 359, 367
– *porrum* L. 340
– *schoenoprasum* L. 340
Amblymerus subfumatus Ratzb. 15, 142
Ameise 48, 85, 109, 137, 138, 141, 148, 210, 285
– Wald 190, 196, 208, 211, 213
Amelanchier 177
– *ovalis* 15
Amide 350
Aminosäure 339, 342, 343, 345–348, 350, 360, 368, 379, 380
Amithermes belli 66
Ammonsulfatsalpeter 50, 56
Ampfer 315
Ampfereule 314, 315
Amphigerontia bifasciata Latr. 140, 144
Amphimallus assimilis Hbst. 87
– *solstitialis* L. 87
Amylase 348
Amyloid 416–419
Ananas 354
Anacanthotermes ochraceus Burm 83
Angitia cf. *nana* Graw. 270, 271, 277, 278, 281–283, 298
Angulitermes obtusus 66
Anilinfarben 416
Anisoplia austriaca Hbst 87
– *cyathigera* Scop. 87
– *lata* E. 87
– *segetum* Hbst. 87
– *tempestiva* Er. 87
Anomala aenea Degeer 87
– *vitis* F. 87
Anopheles maculipennes 332
Anoplotermes morio ssp. *ater* Silvestri 83
Anoxia orientalis Krym. 87
– *pilosa* F. 87
Anthocoridae 128, 149, 150, 151
Anthonomus 155
Anthrenus 140
Apanteles circumscriptus Nees. 282
– *corvinus* Reinh. 277–279, 281, 282, 298
Apfel 175, 176, 179–181, 183, 184, 270, 271, 280, 281, 285, 288, 292, 293, 295, 296, 297, 369, 370, 373
Apfelblattlaus 295
Apfelminierer 282
Aphagnogmus steinitzi Priesner 127
Aphiden 35, 42, 46, 63, 104, 151, 204, 208, 337, 338, 340, 344, 347, 348, 350, 357, 360, 363, 364, 366, 367, 370, 371, 374, 375, 377, 378
Aphididae 130, 131, 149, 151
Aphidius 131, 143, 208
Aphidoidea 41, 118, 127
Aphis fabae Scop. 347
– *laricis* Walk 42
– *pomi* Deg. 369
Apis mellifica L. 415, 421
Aprikosen 175, 180, 198, 199, 202, 297
Aprostocetus Westwood 156
– *caudatus* Westw. 156
Arachnoidea 153, 219, 321, 329, 330
Aranea 218, 219
Araneiden 138, 150
Araneus cucurbitinus Clerk 138, 139, 144
Arginin 345
Aronia melanocarpa Elliot 177
– *nigra* Dipp. 177
Arsen 395
Arsenbrühe 292
Arthropoden 104, 111, 142, 148, 150
Asparaginsäure 345–347, 368
Aspergillus spec. 427

B

Bacterium pyocyaneum 207
Bakterienfäule 236
Bakteriose 52, 286
Bartlett-Test 404

Baumläuse 41
Baumwolle 315
Beauveria bassiana Bals. 285
– spp. 426, 427
Beerensträucher 315
Bengalia 214
– *latro* 214
Benzol 344, 422
Besenginster 91
Betula 177, 180, 296, 297
– *pendula* Roth. 181
Betulaceen 180
Biene 421
Bienenkönigin 415–419
Bienenzucht in Bayern 222
Birke 92, 175, 180, 181, 313
Birne 295–297, 373
Blasenfuß 63, 135
Blatta orientalis L. 83, 266
Blattidae 321
Blattläuse 20, 42, 59, 113, 120, 123, 127, 142, 148, 151, 285, 317, 318, 354, 374
Blattrandkäfer 210
Blattrebläuse 346
Blattwespen 113, 148
– Larvalsystematik 217
Bleiarsen 293–295, 298
Blutlaus 292
Bockkäfer 369
Bohnen 232–236, 240, 243, 244, 247–251, 254, 257, 258, 262–264
Bohnenblattlaus 261
Bombus terrester 47, 145
Bombyx mori L. 421, 426, 427, 429
Boriomyia subnebulosa Steph. 121, 122, 143
Borkenkäfer 198, 199, 201, 202, 369, 430, 435
Bothynoderes punctiventris Gern. 285
Botrytis bassiana Bals. 285
Braconidae 14, 207, 282, 283, 298, 321
Brachycolus stellariae Hardy 318
Brachonyx pineti 321
Brachycaudus cardui L. 348, 360
Brachycera 321
Brachycyrtus 143
– *vic. ornatus* Kochb. 120
Brachyderes incanus 321, 326
Brevicoryne brassicae L. 350
Bromphenolblau 344
Bromus inermis Leyss. 317, 318
– *jaconicus* Thumb. 317
– *secalinus* L. 317
Bruchidae 225, 246
Bruchophagus funebris 303
Bruchus obtectus Say. 265, 266
– *pisorum* L. 251
– *quadrimaculatus* Fab. 249, 266
– *rufimanus* Bohem. 251, 253, 265
Bucculatrix 183
Buche 430
Buchenkrebs 370
Buchenrotschwanz 329
Bupalus piniarius L. 50, 53, 329, 330
Buschbohne 347

C

$CaCl_2$ 357
$CaCO_3$ 50, 51
Cacoecia aeriferana H.S. 145
Calandra granaria 406
Callaphididen 208
Callimomidae 26, 27
Callimomiden 152
Calliphora vomitoria 396, 401
Callisto denticulella Thbg. 282
Calluna 313
Calotermes flavicollis Fabr. 83
– *rugosus* Hagen 81, 83, 86
Calzium-oxalat-Kristall 357
Camisia bicarinata C. L. Koch 140, 144
Camponotus ligniperdus Latr. 48, 145
– *vagus* Scop. 48, 145
Cantharidae 321
Carabidae 321, 329, 330
Carbohydrase 348, 350
Carmin nach Best 417
Carnoysche Flüssigkeit 417
Capritermes 213
Capsiden 6, 9, 32, 34
Captotermes curvignathus 213
– *travians* 213
Castanea 175
Cecidomyidae 41, 60, 61, 64, 65, 104, 143
Ceraphron sp. 127
Cestoden 103
Ceutorrhynchus quadridens Panz. 207, 211
Chaemomeles 177
Chaitophoriden 208
Chalcides 296
Chalcididae 130, 131, 149, 150, 151, 321, 329, 330
Chalcididen 10, 11, 12, 14, 15, 24, 117, 119, 126, 270, 271, 282, 291, 296, 298
Chalcidoidea 60, 279
Chamaemyiden 41, 143
„Champagnerpfropforgan" 398
Chelifer cancroides L. 141, 144
Chermes strobilobus Kalt. 29, 149
– *viridis* Ratz. 35
Chermisidae 29, 38, 344, 374
Chilopoden 211
Chlorophyceae 379
Cholesterin 396
Choristoneura fumiferana Cl. 267
Chromatographie 345
Chrysocharis aeneiscapus Ths. 278, 280, 281, 283, 298
– *boops*, Ths. 278, 280, 281, 283, 298
– *chrysostoma* Ths. 280, 281, 298
– *niveipes* Ths. 280, 283
– sp. 280, 298
Chrysomelidae 127, 321
Chrysopa carnea Steph. 117
– *flava* Scop. 117, 118, 119, 120, 143
– *rufilabris* Burm. 302
– *septempunctata* Wesm. 117, 118, 120, 143
– sp. 117, 119, 120, 137, 154, 285, 325
– *vulgaris* Brauer 117, 118, 119, 143

Chrysopiden 31, 117, 118, 120, 121, 132, 140, 147, 321
Cinara laricicola C. B. 42, 47, 143, 149
– *laricis* 42
– *pini* L. 56
Cinaria laricis C. B. 5, 42, 43, 44, 45, 46, 47, 115, 143, 149
– *nuda* Mordv. 372
Cinarinae 6, 36, 41, 42, 44, 47, 48, 113, 114, 117, 118, 129, 130, 131, 138, 140, 141, 146, 147, 149, 151
Cinaropsis laricis C. B. 42
Cirrospilus coracipennella Först. 282, 298
– *pictus* Nees. 11, 12, 142, 281, 282, 298
– *vittatus* Walk. 281, 298
Cirsium palustre (L.) Scop. 348, 360
Clasterosporium carpophilum Ad. 286
Cleriden 214
Closterocerus trifasciatus Westw. 281, 298
CO_2 343, 374, 375, 377
Cocciden 104, 204, 374
Coccinella conglomerata L. 128, 144
– *decempunctata* a. *bimaculata* Pont. 127, 144
– *septempunctata* L. 127, 128, 144
Coccinellidae 127, 128, 130, 146, 147, 149, 151, 321
Coccoidea 107
Coleophora 6
– *laricella* Hb. 5, 6, 7, 10, 11, 137, 142, 148, 149, 151, 152, 153, 282, 313, 315, 316
Coleoptera 14, 103, 225, 321–323, 325–328, 429
Collembola 321, 329, 330
Coloradokäfer 59
Colpoclypeus silvestrii Lucch. 280, 298
Coniferen 116, 122, 129, 131, 142, 152
Coniferenläuse 139
Coniopterygidae 117, 118, 122, 124, 126, 127, 132, 140, 143, 149, 152, 153
Conwentzia 31
– *pineticola* End. 122–126, 143, 149, 151, 152, 154, 155
– *psociformis* Curt. 122–124, 126, 127, 154
Coptoformica exsecta Nyl. 48, 145
Coptotermes 80
– *ceylonicus* 66
– *heimi* 66
Corylus 181
– *avellana* L. 177
Cotinus coggygria 15
Cotoneaster 177
– *pyracantha* Spach. 179
Crataegomespilus 177
Crataegus 177
– *pyracantha* Borkh. 179
Cribellatae 219
Cryphalus intermedius Ferrari 137, 143, 150
Coptotermes 212
– *brevis* 212
– *domesticus* 212, 213
– *dudleyi* 212
– *havilandi* 212
Culiciden 332
Curculionidae 321
Cydia pomonella L. 285, 303
Cydonia oblonga Mill. 177
– *vulgaris* Pers. 177
Cynoglossum officinale 285
Cystin 345, 348
Cytisus robiferus 282

D

Daculus oleae Gmel. 279
Dacus oleae 279
Daphne cneorum 15
Dasselfliegen 111
Dasychira pudipunda 329, 330
Dasineura 6, 25, 36, 37, 41, 132–134, 151
DDT 108, 293, 295, 320, 323, 325, 326, 328–330, 396, 401, 406, 410
Deckelschildläuse 107
Dendrolasius fuliginosus 48, 137, 144
Dendrolimus pini L. 54
Deplasmolysezeit-Test 366
Depositverfahren 399, 402–404, 407
Deraeocoris annulipes H. S. 130, 144
Derris-Mittel 292
Detritusfresser 139, 140, 150
Diaspididae 107
Dibrachys 120, 143
– *boucheanus* Ratz. 121
Dicladocerus westwoodi Stephens 11, 12, 142
Didea alneti Fall. 114, 116, 143
– *fasciata* Macqu. 114–116, 143, 146
Diglyphus rugifrons Thoms. 10, 12, 142, 149
Diplopoden 140
Diprion sertifer Goff. 50, 58, 59
Diprionidae 321
Dipteren 14, 32, 41, 60, 61, 63, 64, 65, 103, 104, 138, 148, 152, 316, 321–323, 325, 327, 347, 398
Distel 348, 360
DNS 209, 210
Donacien 103
Doralis fabae Scop. 261, 266, 335
– *pomi* Deg. 366, 369
Douglasie 313–315
Dreyfusia 152, 344, 346, 369, 381
– *nüsslini* Cb. f. schneideri 344, 374
– *piceae* Ratzb. 41, 113
– – f. *typica* 344, 359, 374

E

E 605: 292–294, 298, 396, 406, 407
Eberesche 180, 181
Eccoptogaster rugulosus Ratzb. 198, 199, 200, 203
Eiche 145, 313
Eichenminierer 279
Eichenwickler 313
Eisenhämatoxylin nach Weigert 417
Elateridae 321

Eleagnus 411
Emersonitermes thecadensis gen. et spc. 66–70, 78
Engerling 87, 89–92
Entedontinae 280, 298
Entelegynae 219
Eosin 422
Epilachninen 127
Epilancis boops. Thoms 11, 12, 142
Epimegastigmus brevivalvus Gir. 27
Epinotia 145
Eporibatula rauschnensis Sell. 140, 144
Erbsenkäfer 251
Erbsenwickler, olivbrauner 18
Erdbeere 315
Erica carnea 15
Eriophyes 133
– *pini* var. *laricis* 37, 132–134, 143, 150, 151
Eriophyidae 133
Eriophyidoceciden 152
Eriosomatidae 208
Ernestia rudis 328
Eucaliperus tiliae 120
Eucosoma griseana Hb. 330
Eucychla 214
Eulecanium corni Bché. 373, 374
Eulentachine 328
Eulophidae 61, 276, 279, 282, 283, 298
Eulophus longulus Zett. 279
– *stramineipes* Ths. 280
– *tarandicornis* Först. 282
– *virudulus* Thoms. 301
Euneura ratzeburgi (Reinh.) 131, 143
Eurygaster intergriceps 411–414
Eutermes chaquimayensis Holmgreen 83
Evarcha arcuater Clerk. 139, 144
Evetria buoliana Schiff. 50
Exochorda albertii Regel 177
– *korolkowii* Lav. 177
Exochomus 146
– *quadripustulatus* L. 128, 144

F

Federlinge 208
Fettsäure 396
Fenusa pusilla 11
Feuerwanze 346, 348–350, 367, 381
Fichte 15, 27–30, 34, 35, 40, 43, 50, 59, 135, 148, 313, 372, 430, 431, 433
– Sitka- 131
– Stech- 4
Fichtenblattwespe 50, 59
Fichtenborkenkäfer 59
Fichtenrindenwickler 65
Fichtenspinnmilbe 44, 132
Flagellaten 80, 86
Flechten 343
Florfliege 120
„Forel'sche Sinnesflasche" 398
Föhre 15
Formicidae 188, 321
Formica aquilonia Yarrow 189
– *lugubris* Zett. 189, 190
– *nigricans* Em. 189, 190, 197
– *polyctena* Först. 188–190, 192–196
– *rufa* L. 48, 144, 188–190, 192–197, 266, 321, 329
– *rufa rufopratensis* Forel 48, 144, 188
– *sanguinea* Latr. 48, 144
Forficula auricularia 285
Forsythia 4
Frostspanner 313
Fusarium 427
– *coeruleum* (Lib.) Sacc. 427
– *moniliforme* Sheldon 421

G

Gallmücken 139
Gallus varius 214
Gamasiden 134, 144
Gamma-Mittel 295
Gammexan 407, 408
Geniocerus 155
Geotrupes 321
– *silvaticus* 398, 399, 401, 403–405, 407–409
Geradflügler 112
Getreidewanze 411
Glockenzählrohr 351, 355, 361
Glutaminsäure 345–347, 368, 380
Glycerin 344
Glykokoll 345, 347, 368, 380
Glykoproteid 416
Glyphipterygidae 351
Glypta varicoxa Thoms. 18, 142, 149
Glypta panteles 296
Gnathotermes 213
Gracillaria spec. 282
Graurüßler 207, 210
Grille 112
Grünkohl 314
Gryllus domesticus L. 266
Gürteltier 240

H

Hadronotus carinatus Masner 411–414
– *monspeliensis* Picard 411
Haplogynae 219
Haselnuß 313
Hausbock 223
Haushuhn 214
HCH 89, 92, 93, 293
Hämalaun-Mayer 422
Hämatoxylin-Heidenheim 422
Helminthen 405
Helops spec. 321
Heminthea strigata Müll. 145
Herobiiden 31, 41, 117, 121, 122, 132, 140, 147, 152
Hemiteles areator Graw. 120, 143
– *bicolorinus* Graw. 283
– *pulchellus* Graw. 120, 121, 143
– spec. 282, 298

Heterotermes indicola 66
– *tenuis* Hagen 83
Heuschrecken 109, 112, 321
Haustauben, verwildert 221
γ-Hexachlorcyclohexan (HCH) 395, 396, 398, 402, 406, 407, 409
Hibernia defoliaria 313
Hirse 315
Histidin 345, 348, 368
Hodotermes ochraceus Burmeister 83
Holcaphis bromicula 319
Holzläuse 140
Holzkäfer 336
Homoptera 63, 321
Homalopia ruricola F. 87
Honigbiene 108, 329
Honigtau 47, 48, 56, 59, 137, 149, 151, 197, 351, 355, 357, 360, 362
Hopfen 315
Hoplia farinosa 87
– *graminicola* F. 87
– *philanthus* Sulzer 87
– *praticula* 87
Hoplini 87
Hospitalitermes siurnus 213
– *medioflavus* 213, 214
– *monoceros* 213, 214
– spec. 213
Hummel 47
Humulus 182
Hyalopterus pruni Koch 347, 364, 365, 370
Hylobius abietis 430, 435
Hylotrupes bajulus L. 223
Hylurgops glabratus Zetterst. 333–335
Hymenoptera 14, 56, 104, 188, 208, 211, 285, 291, 296, 321, 323, 325, 327, 328, 419
Hyperphos 50
Hyperteles spec. 282
Hyphantria cunea Drury 58
Hypoderma bovis 111
– *lineatum* 111
Hyponomeuta padellus malinellus Z. 285, 303

I

Ichneumon bilunulatus 328
– *nigritarius* 328
– *pachymerus* 328
Ichneumonidae 14, 104, 142, 276, 277, 282, 283, 298, 321, 327, 328
Insektenviren 107
Insekticide 61–65, 292, 294, 395, 396, 398, 401, 406, 407, 409
Insekticide zur Toxikologie 223
Invertase 348
Ips cembrae Heer 6, 19, 136, 137, 143, 150, 151, 153
– *sexdentatus* Boerner 430
– *typographus* L. 59, 430–434
Isopoden 104
Isoptera 66, 79
Isotope, radioaktive 110
Itonida balsamicola Lint. 61

J

Jassidae 348
Jod 416
Jodprobe nach Langhans 417
Jodschwefelsäure 416, 417
Jeenia 86

K

Kaffee 213
Kali 56
Kalkdüngung 51, 58
Kamelhalsfliege 151
Karbolineum 292
Karminfärbung, Best'sche 210
Kartoffel 50, 56, 348
Kartoffelkäfer 50
Kastanie 313
Kautschuk 213
Kellerlaus 348
Kiefer 43, 54, 56, 133, 313, 372
Kieferneule 50, 51, 54, 58, 320, 322–329
Kiefernknospenwickler 18
Kiefernschütte 56
Kiefernspanner 50, 51, 53, 55, 57, 329
Kiefernspinner 54
Kieferntriebwickler 18, 59
Kirsche 175, 176, 180, 181, 183, 184, 269, 270, 283, 287, 288, 293, 295–297
Kleinschmetterling 14, 104, 341
– Larvalsystematik 280
Kleinsäuger 104
Knospengallmücke 15
Knospenwickler, roter 12, 14, 15
KOH 343
Korbweide 314
Kochsalzlösung 418
Kohl 315
Kohlensäure 375
Kohlensäure-Sauerstoff-Druckmethode 382, 394
Kohlenwasserstoff, chlorierter 61, 63
Kryoskopische Methode nach Walter 370
Küchenlauch 340
Küchenzwiebel 340
Kulturpflanzen, Krankheiten- 216

L

Laburnum alpinum Presl. 282
Lacessiternus lacessitus 213
Lachnidae 41, 56, 153, 360, 372
Lachniella nigrotuberculata 43
Lachnus exsiccator Altum 373
– *laricis* 42
– *maculosus* 43
– *muravensis* 42, 47
– *pineti* Koch 56
Lampetia equestris F. 382, 394
Lärche 1–6, 12, 14–18, 20, 27–29, 35, 37, 42, 47, 48, 113, 114, 116–118, 120, 122–133, 135–140, 142, 145–150, 282, 313, 314

–, Insektenfauna der 1, 113
Lärchenblasenfuß 65, 152
Lärchenblattwespe 29, 146, 147
Lärchenborkenkäfer 136, 137, 150, 153
Lärchengallmücke 37
Lärchenknospengallmücke 19, 23, 37, 137, 145, 149
Lärchenmanna 44–47
Lärchenminiermotte 6, 9, 65, 145, 148, 313–316
Lärchennadelwickler 12, 14, 145, 149
Lärchenrindenwickler 18
Lärchenwickler 320
Laricaria kochiana C. B. 6, 15, 42, 43, 45–47, 142, 149
Larix 129, 131
– decidua 4, 5, 19, 20, 113, 148, 151
Lasius brunneus Latr. 48, 144
– *niger* 44, 48, 138, 144, 285
Laspeyresia grunertiana Rtzb. 15–18, 36, 142, 149, 151
– *molesta* 18
– *nigricana* 18
– *pactolana* Z. 15, 65
– *zebeana* 15, 18, 142
Laubbäume 336
Laubhölzer 313
Laufkäfer 260
Leinölfettsäure 430, 435
Lepidoptera 104, 145, 150, 267, 321–323, 325, 327, 328
Lepidopteren-Puppen, Bestimmungsübersicht 222
Leptinotarsa decemlineata Say. 50, 59
Leptothorax corticalis Schenk 141, 144
Leucoptera laburnella Stt. 282
Leucophaea madeira 398
Leucotermes tenuis Hagen 83
Linde 4, 120, 128
Limabohne 263
Liobunum rotundum Latr. 138, 144
Liothrips bradecensis Uz. 315
– *setinodis* 63, 314–316
Liparis monacha 313
Lipase 348
Lithocolletis corylifoliella Hbn. 279, 280–283
– *cerasicolella* H. S. 187
– *cramerella* F. 280
– *cytisella* Rbl. 282
– *populifoliella* Tr. 279, 280, 282
– *blancardella* F. 187, 279, 280, 282, 283
Lophodermium pinastri Schrad. 56
Lugol'sche Lösung 417
Lygaeonematus 6, 27, 28
– *ambiguus* Hg. 27, 28, 143
– *laricis* Htg. 28, 29
– *pini* Ratzb. 59
– *wesmaeli* Tischb. 5, 28, 142, 147
Lygocerus sp. 117, 126, 127, 143
Lymantria dispar 145
– *monacha* L. 51, 59, 321, 329, 330
Lymphocystis-Krankheit 210
Lyonetia 172, 174, 175, 186
– *clerkella* L. 157–160, 165–167, 169, 175–177, 180–187, 268–286, 290–292, 294–302
– *prunifoliella* ab. *padifoliella* Hb. 159, 296
Lyonetidae 158
Lysin 345, 347, 348

M

Macrotermes 80, 81, 83–85, 213, 214
– *estherae* 66
– *gilvus* 213
– *natalensis* Havilant 79, 81, 82, 85, 86
Mäuse 109
Mahonia aquilegifolia 4
Maikäfer 87–89, 91, 92, 313, 320
Malacosoma neustria L. 420, 422, 425, 426, 428, 429
Maladera holosericea Scop. 87
Maltose 348
Malus 168, 177, 184, 297
Malzextrakt-Pepton-Agar 425
Manis javanica 214
Marpissa radiata Grube 139, 144
Mauersegler 148
Maulbeere 315
Megalodontoidea 217
Megastigmus-Art 24
Mehltau 371
Mehlwürmer 191
Melisse 315
Melolontha hippocastani F. 87
– *melolontha* L. 87, 421, 427, 429
– spec. 93
Mespillus germanica L. 178
Metarrhizium anisopliae (Metsch.) Sorok 421, 426, 427, 429
Methionin 345
Methode von Gomori 380
Menthylbenzoat 429
Micreremus brevipes Mich. 140, 144
Microcerotermes cameroni 66
Microdus cingulipes N. 14, 142
Microgaster subcompressa 283
Microgasterinae 282
Microtermes 214
– *anandi* 66
– *pallidus* 213
Mikroorganismen 234, 343, 349
Milben 1, 9, 14, 104, 131–134, 139, 140, 149, 150, 153, 285
Mindarus abietinus Koch. 63
Miniermotte 295
Mirabelle 180
Miridae 129, 130, 149–151
Mispel 175, 176, 180, 181, 297
Moericke-Fangschalen 335
Morus 411
Motten 14
Mottenschildläuse 122
Mucor racemosus Fres. 427
Muscaridae 63
Mycosen 285, 426–428

Myelophilus piniperda L. 50, 59
Mylabris obtectus Say. 265
Mymariden 204, 210
Myrmica sulcinodis Myl. 48, 145
Myrmicinae 141
Myzodes persicae Sulz. 56, 335, 336
Myzus ascalonicus Donc. 340, 341, 346, 347, 350, 351, 360, 372, 377, 378, 381
– *persicae* Sulz. 350, 360, 361, 366

N

Nagerflöhe 333
Nagetiere 105, 333
Nadelholzmilbe 50, 58
NaOH 343, 349
Narzissenfliege, große 382, 383, 394
Nasutitermes anamalaiensis 66
– *beckeri* sp. n. 67, 78
– *chaquimayensis* Holmgren 83
Nasutiterminae 213
Nectria ditissima Tul. 373
Nematinae 28, 217
Nematocera 321
Nematoden 103, 104
Nematus 28
– *erichsoni* Hbg. 29, 143
Neodiprion sertifer 107
Neoliodes theleproctus Herm. 140, 144
Neotermes tectonae 214, 215
Nepticula 176, 185, 186, 281, 283
– *confusella* 303
– *mali* 280
– *microtheriella* Stt. 181
Neuroptera 32, 41, 117, 120, 130, 142, 149, 151, 152
NH_3 50, 56
Nikotin 292, 293, 395
Noctuidae 94, 102, 312
Nonne 50, 51, 55, 59, 313, 329
Notthoneus fasciatipennis 213

O

Obstbau, Krankheiten 216
Obstbaum 315
– Miniermotte 157, 176, 268
Obstmade 294, 297
Ochromyia jejuna 214
Ochsenheimeriinae 341
Odontotermes assamensis 66
– *bangalorensis* 66
– *feae* 66, 67
– *javanus* 213
– *malabaricus* 66
– *microdentatus* 66
– *obesus* 66, 67
– *redemanni* 66, 67
– *wallonensis* 66, 67
Odynerus 14
Oecophyllembius neglectus Silv. 279, 302
Ohrwürmer 112
Olivenfliege 279
Olivenminierer 279
Omphale scutellatus Ferr. 278, 280, 281, 298
– spec. 298
Opilioniden 138, 150
Orchestes 155, 281
– *fagi* L. 279, 280
Oribatei 140
Oribatiden 41, 50
Orthognatha 219
Orthopteren 112, 260
Oxynopterus mucronatus Ol. 214
Register 13

P

Pachynematus 28
– *scutellatus* Htg. 113
Pachyneuron grande 143
– sp. 117, 143
Palmen 213
Palomena prasina 345
Panolis flammea Schiff. 50, 54, 303, 320, 321, 328, 329, 330
Papierchromatische Untersuchungsmethode 342, 345, 349
Pappel 204, 211, 315
Pappelblattläuse 210
Paraffin-Emulsion 292
Paratetranychus ununguis Jacobi 6, 44, 50, 58, 123, 131, 132, 137, 143, 149
Parathion 293–295, 298
Parectopa latifoliella Mill. 279, 283
Patentkali 50
Pb $(NO_3)_2$ 357
Pediobius spec. 281, 298
Pediculoides ventricosus 14, 333
Pegomyia hyoscyami Curtis 63
Penicillium bialowiezenze Zaleski 422
– *breve-compactum* Dierckx 421–425, 426–428
– *crassum* Sopp. 422
– *granulatum* Bainier 427
– *hagemi* Zaleski 422
– *notatum* Westling 427
– sp. 421
– *szaferi* Zaleski 422
Peraphyllum vanosissimum Nutt. 178
Perilitus melanopus Ruthe 207, 211
Periplaneta americana 406, 407
– *orientalis* L. 83, 86
Perisia kellneri Herrsch. 5
Pfau 214
Pferdebohnenkäfer 251, 253
Pfirsich 175, 180, 295–297
Pfirsichblattlaus, gr. 336
Pfirsichtriebbohrer 18
Pflanzenläuse 339, 345, 348, 350, 354, 358, 359, 363, 366, 369–371, 374
Pflanzenschutz-Warndienst 220
Pflaume 175, 180, 295–297
Phaeocryptopus gäumanni Rohde 57
Phalaena Tinea Clerckella Linn. 158

Phanurus acrobatus Girard 119, 120, 143
Phaseolus lunatus var. *macrocarpus* Bentham 263, 265
– *vulgaris* 265
Phemphiginen 204, 208, 211
Phemphigus bursarius L. 204, 206, 210
– *populi-nigrae* Schrk. 204–210
Phenol 342
Phenolphtaleinphosphat 343, 349, 381
Phormia regina Meig. 347, 398–400, 402, 403, 405, 407–409
Phosphatase 349, 350, 380, 381
Phosphatpuffer nach Sörrensen 349
Phosphor 351, 396, 407
Phosphorylase 349, 350
Photinia arguta Wall 178
Phyllobius spec. 321, 326
Phyllocnistis suffusella Z. 283
– spec. 283
Phyllochromia germanica 396
Phyllopertha horticola L. 87
Phyllotreta nigripes Fabr. 208
Phylloxeridae 151
Phytocoris parvulus Reut. 6, 129, 130, 144
Phytodecta olivacea Forst. 208
Phytomyza spec. 280
Picea 131
– *excelsa* 29, 35, 129
– *pungens* 4, 34
Pilze 363, 371, 426
–, niedere 236
Pimpla alternans Grav. 14, 142
– *calobata* Grav. 14, 142
– *maculator* F. 14, 142
Pinus silvestris 129
Pirus 178
– *malus* L. 283
– *pollveria* L. 179
Platanus 411
Platycampus 28, 29
– *duplex* Lep. 29, 143
– *pectoralis* Lep. 29
Platychirus discimanus Loew. 116, 143
Platygaster manto Walk. 61, 64
Platygasteridae 61
Platysamia cecropia L. 427
Plecoptera 219
Pleurotropis spec. 281, 298
Pnigalio longulus Zett. 270, 271, 274, 277–279, 281, 283, 298
– *stramineipes* Ths. 277, 279–281, 298
Poiseuille, Gesetz v. 362
Polygala chamaebuxus 15
Polynema 204
– *schnitzi* 204–206, 208, 210
Polyphylla fullo F. 87
Polysaccharide 350, 416
Polysphincta pallipes Hgn. 139, 144
– *percontatoria* 144
Polyxenus largurus L. 140, 144
Pomoideen 297
Populus alba L. 283
– *nigra* L. 282
– *pyramidalis* Roz. 282
Pristiphora abietina (Christ.) 59
Proctotrupiden 61, 411
Proctotrypoidea 61
Prodenia litura F. 94, 98, 100, 102, 304, 306, 310, 312
Prolin 345
Propylaea 14 – punctata L. 127, 144
Proteinase 349
Proteine 350
Protozoen 103–105
Prunoideen 297
Prunus 187
– *armeniaca* Marsch. 183, 198
– *avium* L. 180
– *domestica* L. 180, 347, 370
– *instititia* L. 180
– *laurocerasus* L. 182, 183
– *mahaleb* 180, 183
– *padus* L. 363, 365
– *persica* Batsch 183
– *purimura* 295, 296
– *serotina* Ehrh. 182, 183, 287
– *spinosa* L. 183
– *virginiana* L. 183
Psallus laricis 129
– *luridus* 129
– *obscurellus* 129
– *picea* 129
– *pinicola* 129
– *vittatus* Fieb. 6, 129, 130, 144
– *vittelinus* 129
Pselaphognatha 140
Pseudococcus 354
Pseudoskorpione 140, 141
Prociden 140, 144
Psociden 204
Psocoinae 140
Psocoptera 321–323, 325–330
Psychidea bombycella 145
Psychodiden 104
Pteromalidae 283
Ptinus rugosithorax Pic. 214
Pyracantha coccinea Roem. 179
Pyrausta nubilalis (Hbn.) 301, 421
Pyrethrum-Mittel 292
Pyrrhocoris apterus L. 345, 349, 381

Q

Quadraspidiotus perniciosus Comst. 373
– *pyri* Licht 373
– *schneideri* Bachm. 373
Quassia-Brühe 292
Quecksilber-Bromphenol-Blau-Reagenz 344
Quercus 280
Quitte 175, 176, 297

R

Raubfliege 214
Raubmilben 41
Raubwanzen 285, 286, 321

Rebe 56
Reblaus 56
Reticulitermes 85
– *lucifugus* Rossi 79, 84
Retinia buoliana Schiff. 59
Rhabarber 315
Rhaphidia 141, 144, 321, 325
Rhinotermes marginalis L. 83, 213
– *nasutus* Perty 83
Rhizoclonium profundum Brand 379, 380
Rhizopus niger (Ciagl. et Hew.) 426
– *nigricans* Ehrenberg 426, 427
Rhizotrogus aequinoctialis Hbst. 87
– *aestivus* Oliv. 87
– *pilicollis* Gyll. 87
Rhodnius prolixus 395
Rhopalosiphonius latysiphon (Davids) 348
Rhopalosiphum padi (L.) 363–365
Rhynchaenus fagi L. 279, 280
– *populi* L. 282
– spec. 281
Rhynchodemus bilineatus Metsch. 153
Rhynchoten 321–323, 325–328, 366
Rhyparobia madera 398–400, 403–405, 407–409
Ribes 145
– *sanguineum* Pursh. 179
Ricinus communis 94, 304
Riesenzellen 204–211
Rind 111
Rindenkäfer 336
Rindenläuse 130, 359, 372
„Ringelsamen" 418
Ringerlösung 480
Rosa 175, 179, 315
Rosaceen 180, 296, 297
Rotbuche 4
Rotenon 395, 406
Rübenderbrüßler 285
Rübenfliege 63, 65
Rüsselkäfer 207, 430, 435
Rugitermes rugosus Hagen 81
Rutelini 87

S

Saccharose 350, 361
Sacchiphantes 30, 35, 36, 37, 40, 41, 124
– *viridis* Ratz. 5, 29, 35, 37, 39, 40, 123, 128, 143, 148, 149, 151
Salix 179, 182, 411
– *caprea* 135
Salticus scenicus L. 138, 144
Sambucus niger L. 193
San-José-Schildlaus 359, 374
Sappaphis mali (Ferr.) 364, 366
Scarabaeiden 429
Schabe 83, 112, 398, 407
Schädlingsbekämpfung, chemisch 219
Schädlinge in Saudiarabien 224
Schattenmorelle 179
Schildläuse 107, 127, 368
Schinus molle 282
Schizodryobius pallipes Htg. 373
Schizopoden 104
Schlehe 91, 145
Schlupfwespen 130, 138, 204–206, 210, 290, 298, 329
Schmarotzerwespen 278
Schmierläuse 354
Schneeinsekten 224
Schnittlauch 340, 375, 378
Schorf 294, 295
Schrotschuß-Krankheit 286
Schutztrachten im Tierreich 221
Schwammspinner 145, 148
Schwarzwild 91, 92
Schwefelester 416
Scolytus rugulosus 198, 203
Scymnini 128
Scymnus 146
– *abietis* Payk. 128, 144
– *nigrinus* Kugel 128, 144
Seidenraupen 108, 421, 426
Seidenraupen-Kalksucht 285
Selachier 211
Serica brunnea L. 87
Sericini 87
Semasia 145
– *diniana* Gn. 330
Sequoia 131
Serin 345
Serviformica fusca L. 48, 145
Silicium-Karbid-Papier 229
Siphonocladiales 379
Sitona lineata L. 207, 210
Skorpion 111
Solenotus isaea Walk 283
Sorbaronia 179
Sorbopirus aurocularis C. Schn. 179
Sorbus 177
– *aria* 15
Speisebohnenkäfer 225, 229, 232, 235–237, 243–246, 250–256, 260–264
Spicaria farinosa (Fr.) 427
– *fumosa-rosea* (Wize) 427
Spinnen 104, 111, 126, 138, 139, 211, 218, 322, 323, 325–328
Spinne, rote 123, 131, 294, 295
Spinnentiere 1, 6, 10, 138, 139, 150
Spinnmilbe 44, 123, 127, 131, 132, 137, 140, 295
Spirogyra 366, 367
Spirogyra-Test 366
Splintkäfer 49
Stabheuschrecke 350
Staphylinidae 321
Steganoptycha diniana Gn. 145
Steinfliege 219
Steinnußborkenkäfer 333
Stickstoff 50, 52–59
Stigmella 176, 185, 186, 281, 283
– *centifoliella* Z. 176
– *mali* 280
Stripping-Film-Methode 361
Strophosomus spec. 321
Subulitermes thekadensis 67, 68

– *microsoma* 67
Sympiesis sericeicornis 283
Syrphidae 321
Syrphiden 113, 114, 116, 130, 140, 143, 146, 147, 149, 151, 152
Syrphophagus aeruginosus Dalm. 117, 143
Syrphus 34
– *albostriatus* Fall. 114–117, 143, 146
– *arcuatus* Fall. 113
– *luniger* Mg. 114, 116, 117, 143
– *ribesii* L. 113, 114
– *tricinctus* Fall. 113, 115, 116, 152
Systox 292–295

T

Tabak-Mosaik-Virus 345
Tachinen 14, 149, 327–329
Tachinidae 321
Taeniothrips laricivorus Krat. 65, 135, 143, 150, 151–153
Tanne 15, 61–63, 314
Tanne, Douglas- 122
Tannennadelgallmücke 60, 63–65, 316
Tannennadelpilz 60
Tannenstammlaus 113, 344
Tarantel 111
Tarsonemini 219
Tee 213
Temperaturorgel 229
Tenebrionidae 321
Tenthrediniden 11, 147
Tenthredinoidea 217
Termiten 79, 80, 84, 86, 212–215
Tetraphleps bicuspis H. S. 130, 144
Tetrapodili 133
Tetrastichinae 282
Tetrastichus 154, 156
– *coccinellae* Kurdj. 120, 121, 143
– ? *bruchophagi* 303
– *conventzia* 126, 154, 155
– *cf. inunctus* Nees. 61, 64
– *pospjelovi* Kurdj. 155
– *pospjelovi* Kurdj. 155
– *vinulae* Thoms. 155, 156
– *xanthops* Ratz. 281, 282, 298
Teucrium chamaedris 91
Thaneroclerus termiticola 214
Thaumatopoea pityocampa 156
Theridion pinastri L. 139, 144
Threonin 345, 348
Thysanoptera 63, 135, 316
Tifa-Gerät 320, 323, 329
Tilia platyphylla 4
Tipulidae 321
Tischeria complanella Hb. 279
– *ekebladella* Bjerk. 279
Tmetocera 6
– *lariciana* (Zll.) Hain 5, 12–14, 118, 137, 142, 149, 151
– *ocellana* 12, 151
– *zellerana* Bgm. 151
Tomate 365
Tortricidae 152, 261, 267
Tortrix viridana 313
Toryminen 26
Torymus-Art 24, 25, 149, 151
Trehalose 348
Trespe 326
Trichoderma lignorum 201, 202, 203
Trichogramma 50
– *evanescens* 329, 330
Trichomalus diachymatis Ratz. 283
Trichonympha 86
Trichosphaeria parasitica Htg. 60, 65
Trichothecium roseum Link ex. Fr. 421, 427, 429
Trinervitermes heimi (Wasman) 77
– *indicus* Snyder 77
– *nigrirostris* sp. nov. 66, 67, 71–78
Trioza 142, 145
Trombidiiden 285
Tryosinase 421
Trypetiden 103
Tuberolachnus salignus (Gmelin) 360, 361
Tubulifera 316
Tyroglyphidae 219
Tyrosin 345

U

Ultrarotabsorptionsschreiber 374–379

V

Valin 345
Valisneria spiralis 368
Vanessa io L. 409
Veilchen 375
Vespa germanica 145
Viburnum tinus 4
Vicia faba 266
Viola odorata L. 347, 368
– *tricolor* 357
Viren 335
Virose 345
Vogelansiedlungsversuche 221
Vorratsschädlinge 109

W

Waldameise, rote 373
Waldbodendüngung und Schadinsekten 49
Wanzen 128, 130, 132, 153, 204, 333, 338, 345, 348, 352, 366
Webebär 58
Weberknecht 104
Weide 315, 316
Weißbirke 179–181
Weißerle 51, 57
Weißtanne 60, 61, 65, 315, 316, 344, 369, 381
Weißtannentriebwickler 18
Wesmaelius quadrifasciatus (Reut.) 121, 122, 123

Wespen 14
Wickler 14
Wildbohne 262, 263
Wildschwein 91, 92
Wolfsmilch 315
Wolläuse 128
Wühlmaus, große 333

X

Xyleborinus saxeseni Ratzb. 198–203
Xyloterus lineatus Oliv. 433, 434

Z

Zagrammosoma variegatum Masi 283
Zecke 333
Zerreiche 99
Zierläuse 120
Zikaden 148, 204, 338, 348, 358, 366
Zonalpelargonie 350
Zootermopsis nevadensis Hagen 81, 83
– spec. 83, 84
Zwetsche 49, 175, 180, 297, 371, 373
Zwetschennapfschildlaus 374
Zwiebellaus 340, 346, 347, 349, 350, 352–362, 368, 371, 372, 376, 378, 381

Für Biologen und Zoologen

erschienen die Bücher:

ALFRED SHERWOOD ROMER

Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere

Aus dem Amerikanischen übersetzt und bearbeitet von Prof. Dr. HANS FRICK, Frankfurt/M.

Mit einem Geleitwort von Prof. Dr. DIETRICH STARCK, Frankfurt/M.

1959 / 499 S. mit 390 Abb., davon 11 farbig / Kunstdruckpapier / In Ganzleinen 58,– DM

„Bei diesem Werk handelt es sich um die deutsche Fassung des von dem amerikanischen Palaeontologen und vergleichenden Anatomen A. ROMER geschriebenen Werkes *»The Vertebrate Body«*. Unter den Kennzeichen des Buches steht die Lebendigkeit der Darstellung an erster Stelle. Zugleich zeigt es die meisterliche Stoffbeherrschung, die das Weglassen und die Vereinfachung, manchmal zum primitivsten Schema, erlaubt. Die Auswahl verliert sich nie ins Detail. Jede Aussage steht unter der Doppelbeleuchtung der Fragen: Wie entsteht das? Wozu dient es? So hat das Buch nichts von einem trockenen Lehrbuch und vom Staub unansehnlicher Skelette."

Die Umschau in Wissenschaft und Technik

RICHARD B. GOLDSCHMIDT

Erlebnisse und Begegnungen

Aus der großen Zeit der Zoologie in Deutschland

Übersetzung aus dem Amerikanischen von ELISABETH DE LATTIN, Hamburg

1959 / 166 Seiten mit 8 Bildtafeln / In Ganzleinen 14,80 DM

„Es ist ein großes Verdienst, GOLDSCHMIDTS 1956 in den USA erschienenes Buch *»Portraits from Memory«* in einer deutschen Auflage herausgebracht zu haben, sind wir dies doch nicht nur dem Autor, der selbst zu den großen Zoologen Deutschlands gehört und am 24. 4. 1958 in Amerika verstorben ist, sondern auch allen jenen Klassikern aus der großen Zeit der Zoologie schuldig, denen in diesem Buch ein bleibendes Denkmal gesetzt ist: HAECKEL, GEGENBAUER, BÜTSCHLI, OSCAR und RICHARD HERTWIG, BOVERI, SCHAUDINN und vielen anderen, die maßgeblich an der Entwicklung der Biologie beteiligt sind und die deutschen Universitäten zu einem geistigen Zentrum in der Welt gemacht haben. Kaum einer hätte ein wesentliches Stück Geschichte der Biologie in seinen entscheidenden Etappen und Wendepunkten so treffsicher schildern können wie gerade GOLDSCHMIDT, der sein Urteil aus der Fülle persönlichen Erlebens und der souveränen Überschau des führenden Zoologen gebildet hat."

Bonner Zoologische Beiträge

THEODOSIUS DOBZHANSKY

Die Entwicklung zum Menschen

Evolution, Abstammung und Vererbung · Ein Abriß

Aus dem Amerikanischen übersetzt von HANNA SCHWANITZ

Herausgegeben und bearbeitet von Prof. Dr. FRANZ SCHWANITZ, Hamburg

1958 / 407 Seiten mit 215 Abbildungen / In Ganzleinen 32,– DM

„Der Verfasser, einer der führenden Genetiker, erweist sich nicht nur als ein überaus vielseitiger Wissenschaftler, dem die speziellen Beispiele aus Botanik, Zoologie und Anthropologie in gleicher Weise zur Verfügung stehen, sondern auch als meisterhafter Künstler der Darstellung. Es handelt sich nicht etwa um eine populäre Darstellung auf wissenschaftlicher Basis, sondern um ein Werk von hohem wissenschaftlichen Niveau, das klar und überlegen geschrieben ist, so daß selbst schwierige Gedankengänge für jeden, der überhaupt an dem Problem der Entstehung und Entfaltung des Lebens interessiert ist, lesbar und verständlich werden. So ist dieses Buch zugleich eine fesselnde und zuverlässige Einführung in die Grundfragen der Biologie und vor allem auch in seiner Beschränkung auf Wesentliches und auf überzeugende Beispiele ein geradezu ideales Lehrbuch für Studierende der Medizin und der Biologie."

Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Als zweckmäßiger Leitfaden für die Forstpraxis

erscheint Anfang Mai 1960:

Unkrautbekämpfung in der Forstwirtschaft

Die wichtigsten Unkräuter und neue Wege zu ihrer Bekämpfung

Ein Leitfaden für die Praxis

Von Dr. Peter Burschel und Dr. Ernst Röhrig

Institut für Waldbautechnik der Universität Göttingen

1960 / Ca. 90 Seiten mit 72 Zeichnungen von Richard Kliefoth / Kartoniert ca. 9,80 DM

Der Forstwirtschaft bereitet die Verknappung und Verteuerung der Arbeitskräfte eine ernste Sorge. Dadurch wird der Zwang zur Vereinfachung und Verbilligung aller Arbeiten im Forstbetrieb immer dringender. Ein Gebiet, auf dem dazu große Möglichkeiten bestehen, ist die Unkrautbekämpfung.

Im Laufe der letzten zwei Jahrzehnte sind die Verfahren der *mechanischen* Unkrautbekämpfung bedeutend verbessert worden. Außerdem ist es der Wissenschaft gelungen, eine Reihe von *chemischen* Verbindungen zu entwickeln, die sich zur Bekämpfung von Unkräutern ausgezeichnet eignen. Diese Mittel sind in jahrelangen Versuchen auf ihre Verwendungsmöglichkeit in den verschiedensten Gebieten der Forstwirtschaft untersucht worden. Die dabei gewonnenen Ergebnisse sind zu einem großen Teil so günstig, daß sie für die Praxis große Bedeutung erlangen werden.

Durch diese Entwicklungen ist für den Waldbau eine ganz neue Situation entstanden: Bei der Anzucht von Forstpflanzen in Forstbaumschulen und forsteigenen Pflanzgärten, bei der Vorbereitung der natürlichen und künstlichen Verjüngung im Walde, bei der Umwandlung ertragsarmen Niederwaldes in Hochwald, aber auch bei der Läuterung von Laubholzbeständen und der Ästung von Laubhölzern lassen sich durch die Anwendung neuer Methoden bessere Ergebnisse als bisher mit zum Teil wesentlich geringeren Kosten erzielen.

Die vorliegende Schrift stellt

alle forstlich wichtigen Unkrautarten

mit ihren Erkennungsmerkmalen, ihrer Lebensweise und den Möglichkeiten ihrer mechanischen und chemischen Bekämpfung eingehend dar. Sie erläutert die Eigenschaften und Verwendungsmöglichkeiten der wichtigsten chemischen Unkrautbekämpfungsmittel und beschreibt die Verfahren der praktischen Anwendung. Sie ist damit ein Leitfaden für jeden praktischen Forstbetrieb, die Forstbaumschulen und alle im Pflanzenschutz wissenschaftlich und praktisch tätigen Stellen.

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN